

Biologie parazitických helmintů

(Bi7874)

2015

RNDr. Martin Kašný, Ph.D.

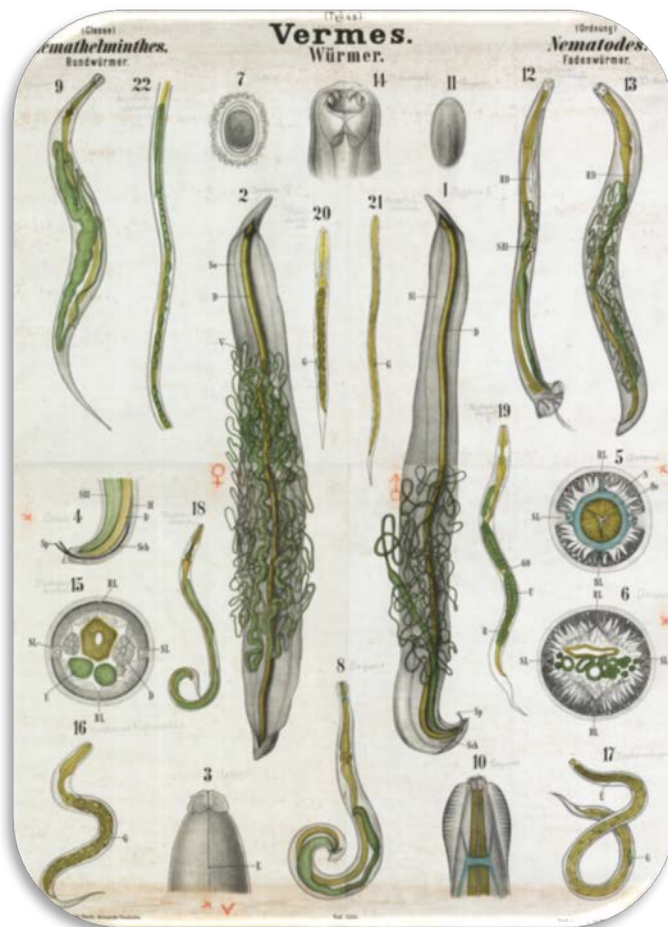
kasa@post.cz

většina obrázků obsahuje hyperlink – kliknutím spustíte internetový zdroj
presented pictures are mostly hyperlinked – after clicking you can see the original source



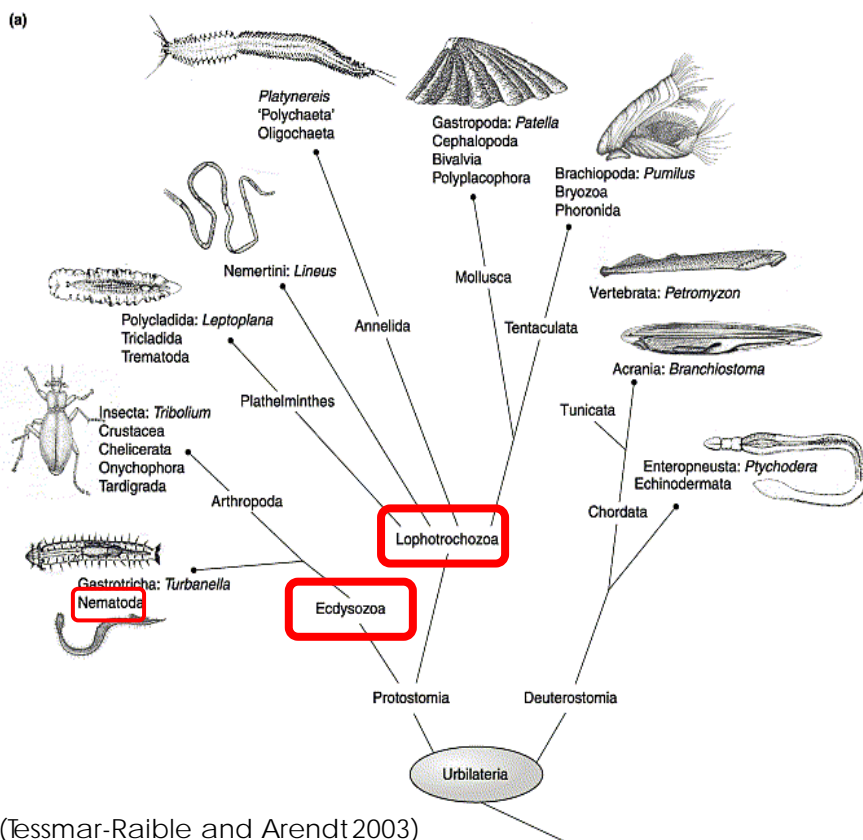
NEMATODA (HLÍSTICE) I

8



NEMATODA (HLÍSTICE) - SYSTÉM

- 16000 parazitických druhů (27000 celkový odhad druhů)
- dříve řazeni mezi Aschelminthes (skupina obsahovala i Rotifera)
- dle molekulárních dat patří mezi Ecdysozoa (příbuznost i s hmyzem a koryši)
- parazitismus hlístic u živočichů se vyvinul nezávisle alespoň 6x



Ecdysozoa je monofyletická skupina živočišných prvoústých kmenů (členovci a oblí červi)

Pseudocelní
např. **Nematoda**
(nepravá tělní dutina)

Acoelomátní
např. Arthropoda

Lophotrochozoa
je monofyletická skupina živočišných prvoústých kmenů (kroužkovci, měkkýši a ploší červi)

Pseudocelní+Acelní
např. Syndermata
Platyhelminthes
Acanthocephala

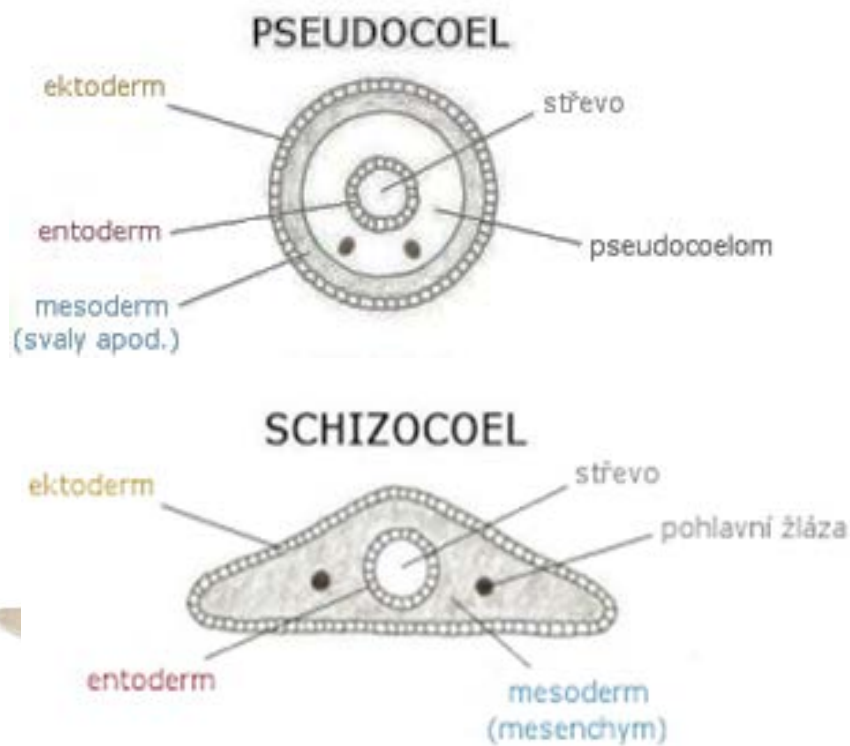
Coelomátní
např. Annelida
Mollusca

NEMATODA (HLÍSTICE) TISK CVIČENÍ

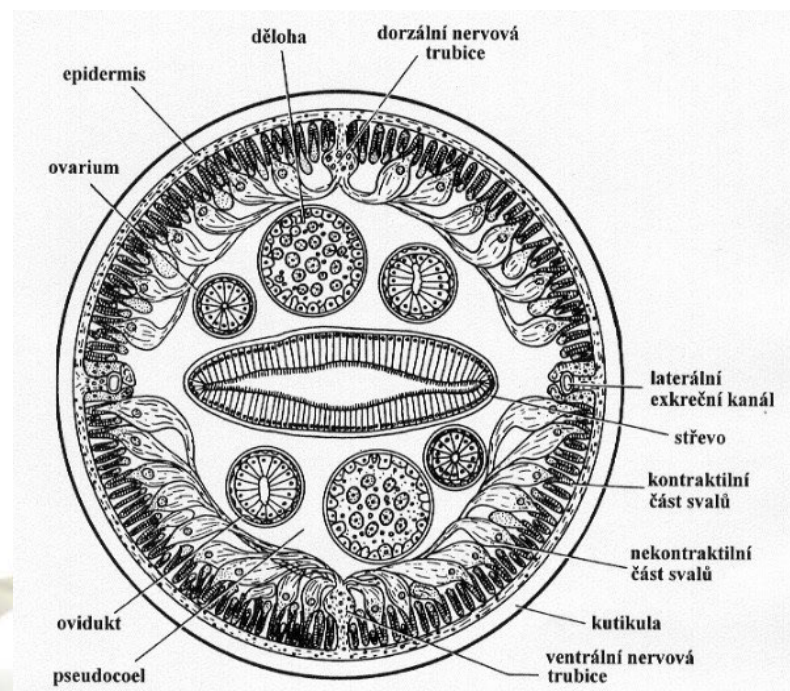
- pseudocelní nebo schizocelní tělní dutina**

prostor mezi tělní stěnou ektodermálního původu a střevem entodermálního původu je zcela dutý a vyplněn tekutinou

- podíl na tělním turgoru (tlak tělních tekutin), rozvodu a skladování živin, přítomnost buněk - coelomocyty a fagocyty, možná obranná či exkreční funkce.



Nematoda



NEMATODA (HLÍSTICE) - SYSTÉM

- starší systém – morfologická data

Aphasmidea (Adenophorea)

- parafiletická skupina
- hlavně marinní druhy

Phasmidea (Secernentea)

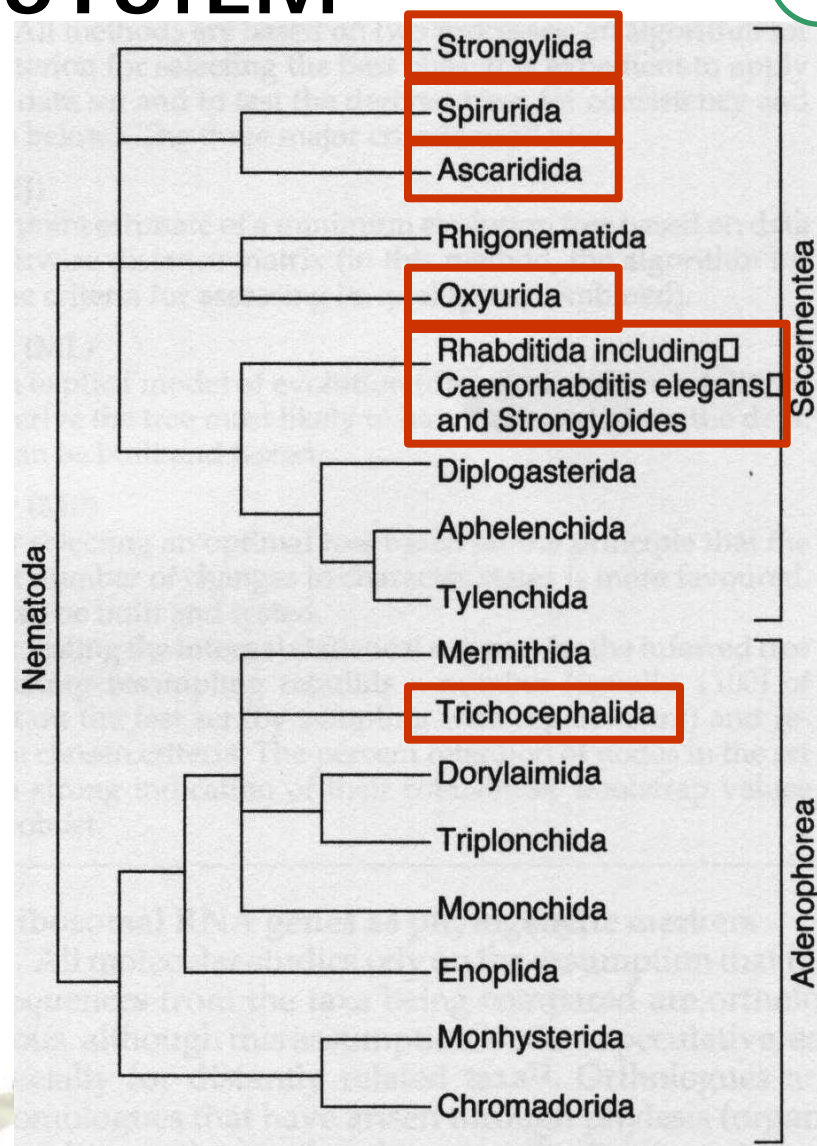
- hlavně terestrické druhy

9 řádů – 5 parazituje v obratlovcích

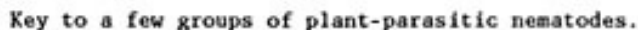
- Rhabditida
- Strongylida
- Oxyurida
- Spirurida
- Ascarida

Chromadorea (zahrnují Secernentea)

Enoplea (většina bývalých Adenophorea)



8



Used by permission of National Association of Biology Teachers



NEMATODA (HLÍSTICE) - SYSTÉM

- nový systém založen na molekulárních datech (bude se pravděpodobně dále měnit)
- **Chromadorea** (zahrnují Secernentea)
- **Enoplea** (většina bývalých Adenophorea)

Example genera:

Caenorhabditis, Mehdinema

Globodera, Steinernema

Zalophora

Teratocephalus

Plectus, Tylocephalus

Cylindrolaimus, Leptolaimus

Diplolaimella, Cryonema

Stilbonema, Laxus

Enoplus

Oncholaimus, Viscosia

Tobrilus, Pristematolaimus

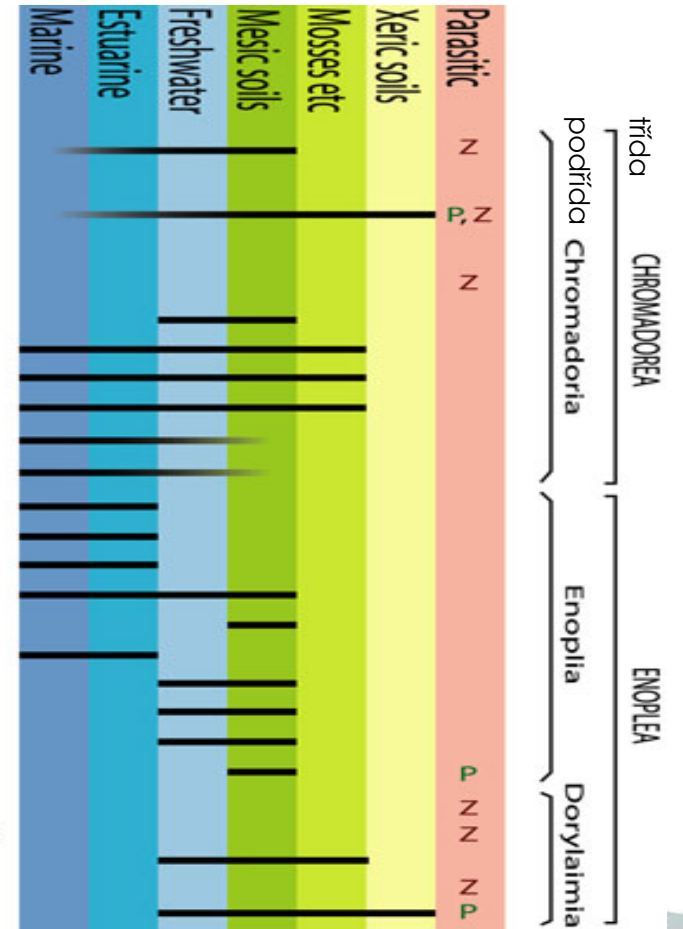
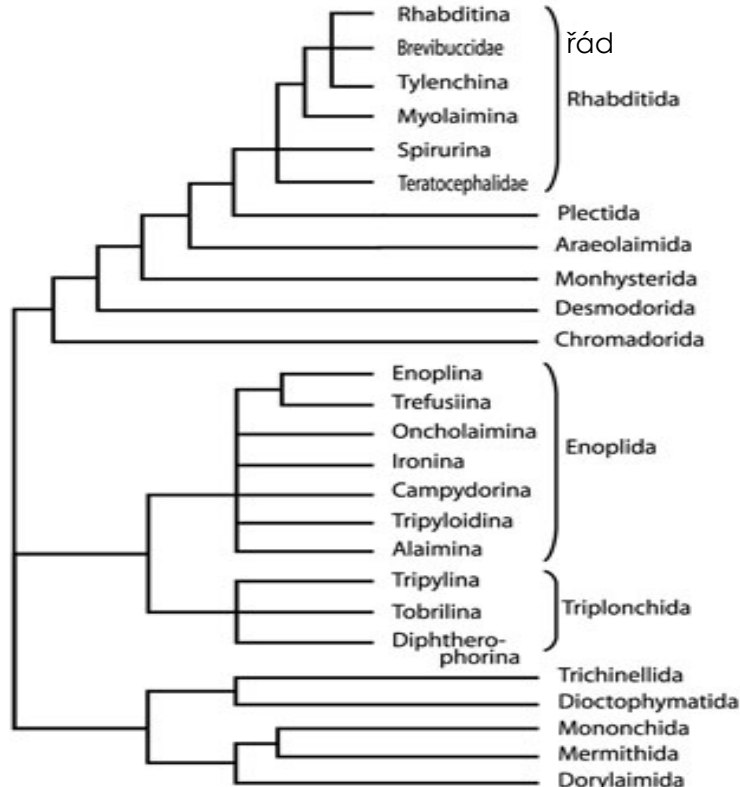
Trichodorus

Trichuris, Trichinella

Prionchulus, Clarkus

Romanomermis

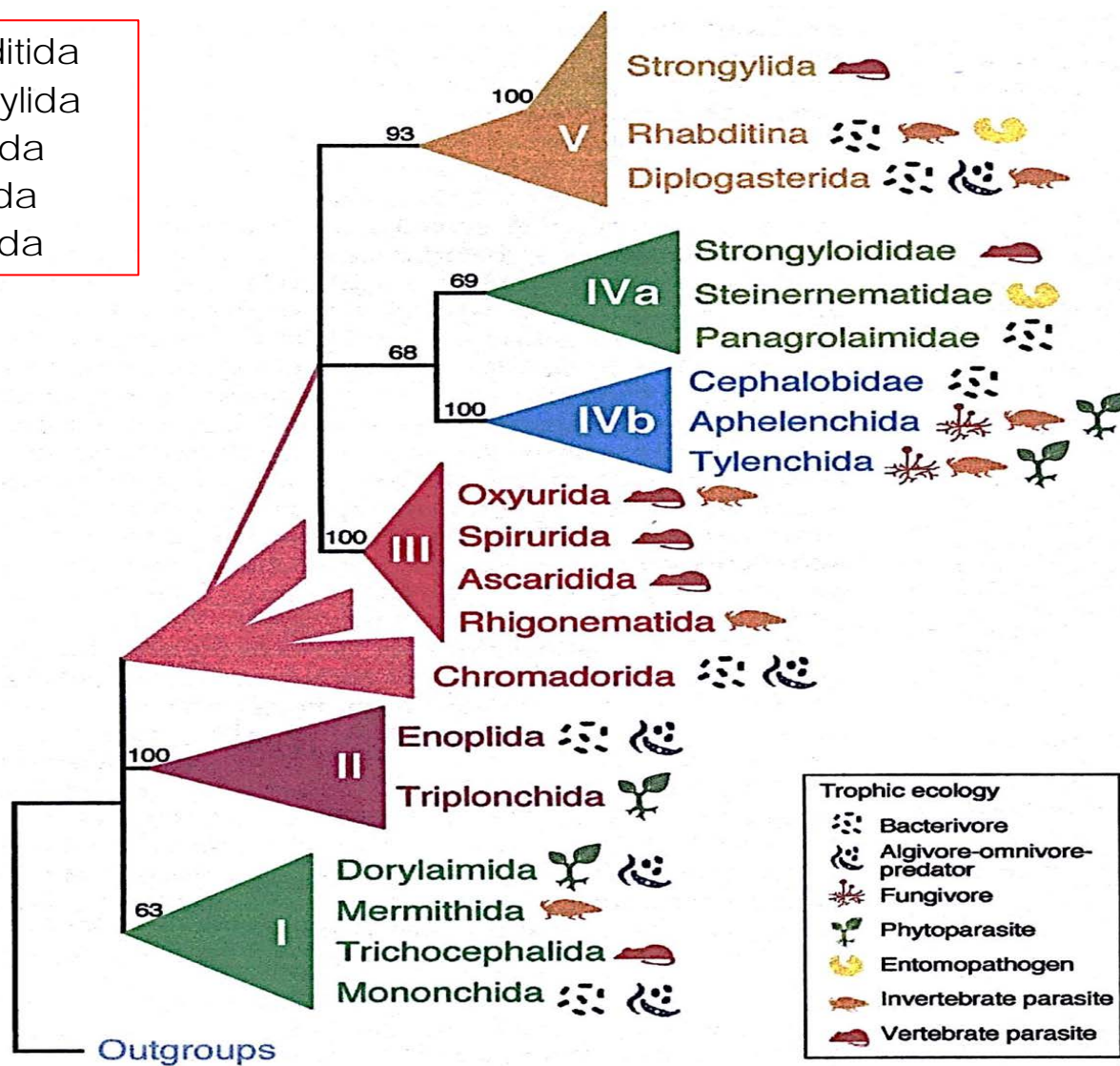
Xiphinema, Longidorus



Summarized SSU phylogeny of Nematoda with example taxa, ecological range and higher classification (adapted from De Ley & Blaxter, 2002). P = phtypoarasitic, Z = zooparasitic.

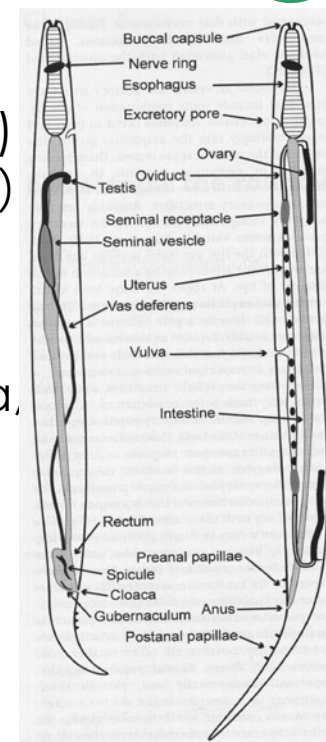
NEMATODA (HLÍSTICE) - SYSTÉM

- Rhabditida
- Strongylida
- Oxyurida
- Spirurida
- Ascarida

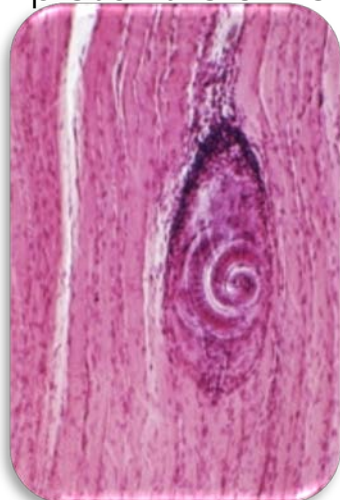


NEMATODA (HLÍSTICE)

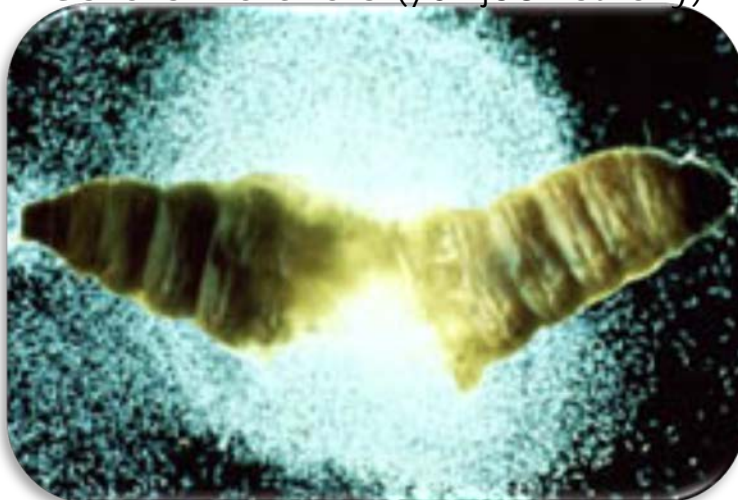
- 27 000 známých druhů 16 000 druhů parazitických
- převážně paraziti obratlovců (i člověk a hospodářská zvířata)
- paraziti bezobratlých (rod *Steinernematidae* - paraziti hmyzu)
- paraziti rostlin (zástupci řádu Tylenchida)
- dospělci - nejčastěji trávicí trakt (i jinde - krevní a lymfatický oběh, nervová soustava, urogenitální trakt, dýchací soustava, tělních dutiny, kůže atd.)
- významné patogeny
- významné modelové organismy *Caenorhabditis elegans*
- u některých známa eutelie (konstantní počet buněk těla)



Trichinella spiralis
prase - svalovina



Steinernema carpocapsae
Galleria mellonella (vavříč voskový)

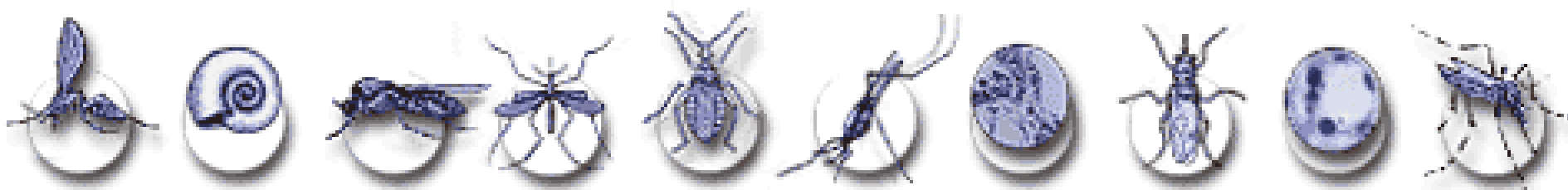
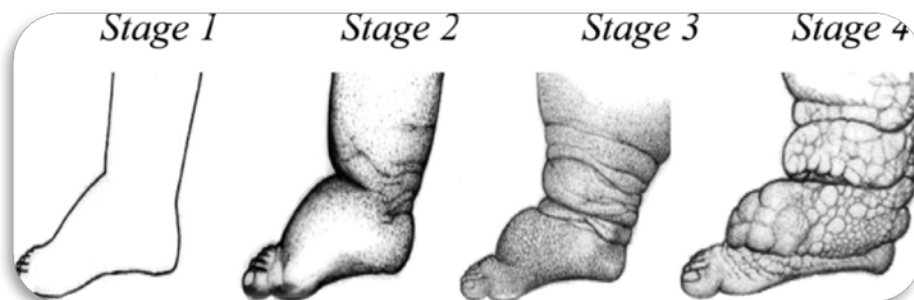
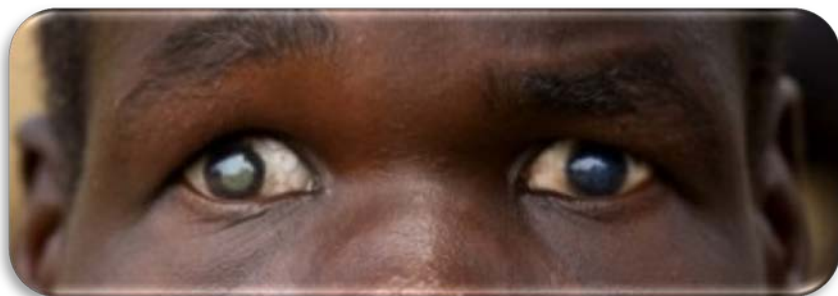


Anguina tritici
zrna pšenice



NEMATODA (HLÍSTICE)

- významné patogeny
 - onchocerciasis - *Onchocerca volvulus*
 - lymphatic filariasis - *Wuchereria bancrofti* (90%)+*Brugia malayi*+*B. timori*



Leishmaniasis

Onchocerciasis

Chagas disease

Leprosy

Tuberculosis

Schistosomiasis

Lymphatic filariasis

Malaria

African trypanosomiasis

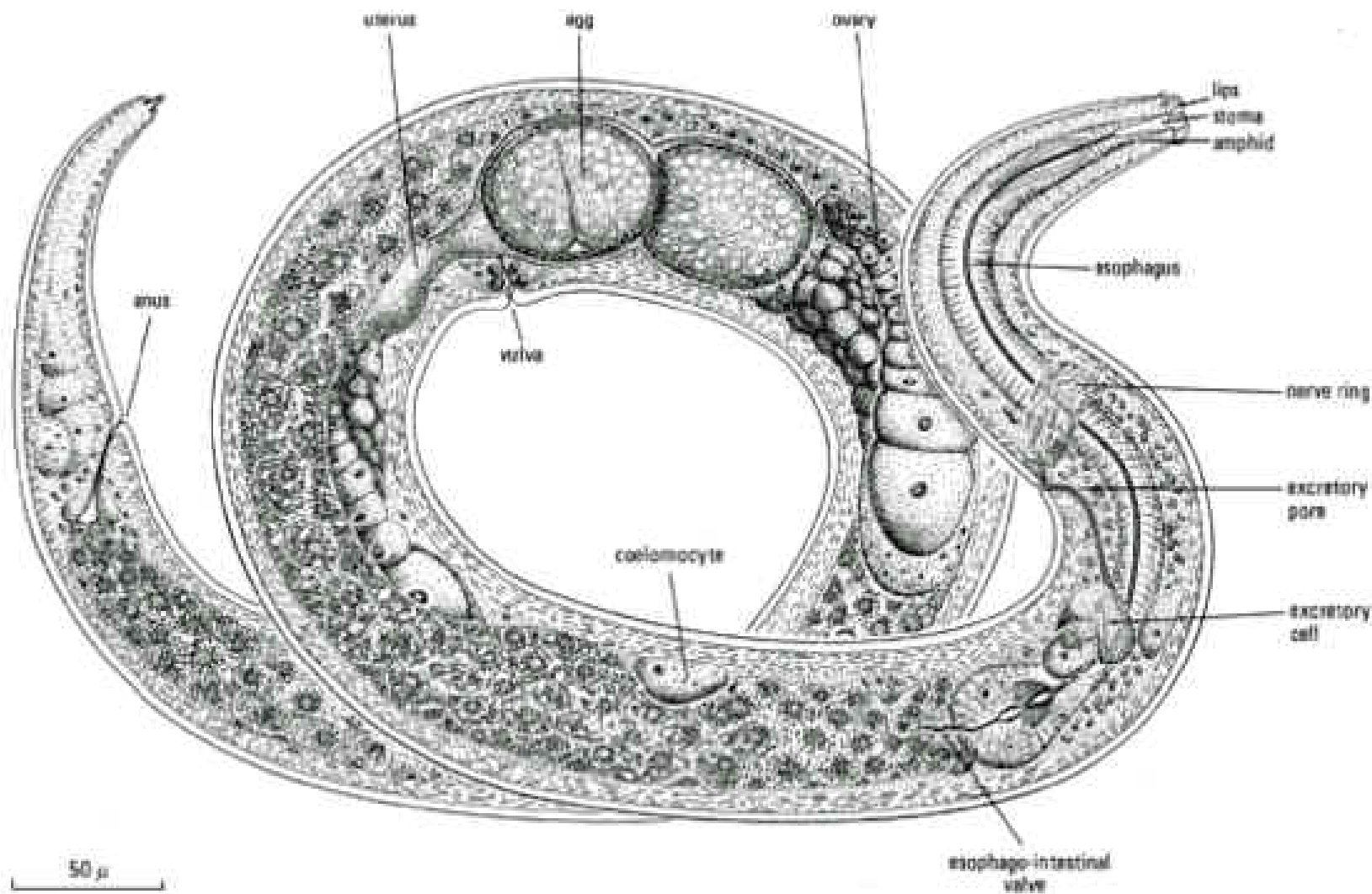
Dengue

R E S E A R C H A R E A S

NEMATODA (HLÍSTICE) – STAVBA TĚLA

8

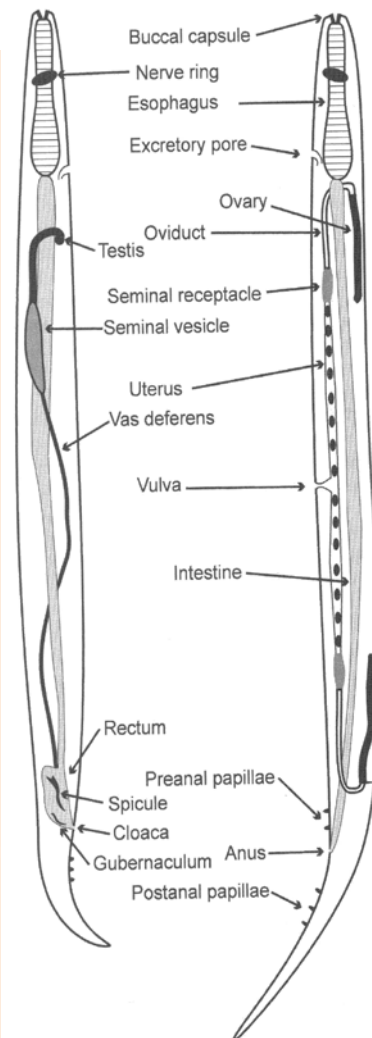
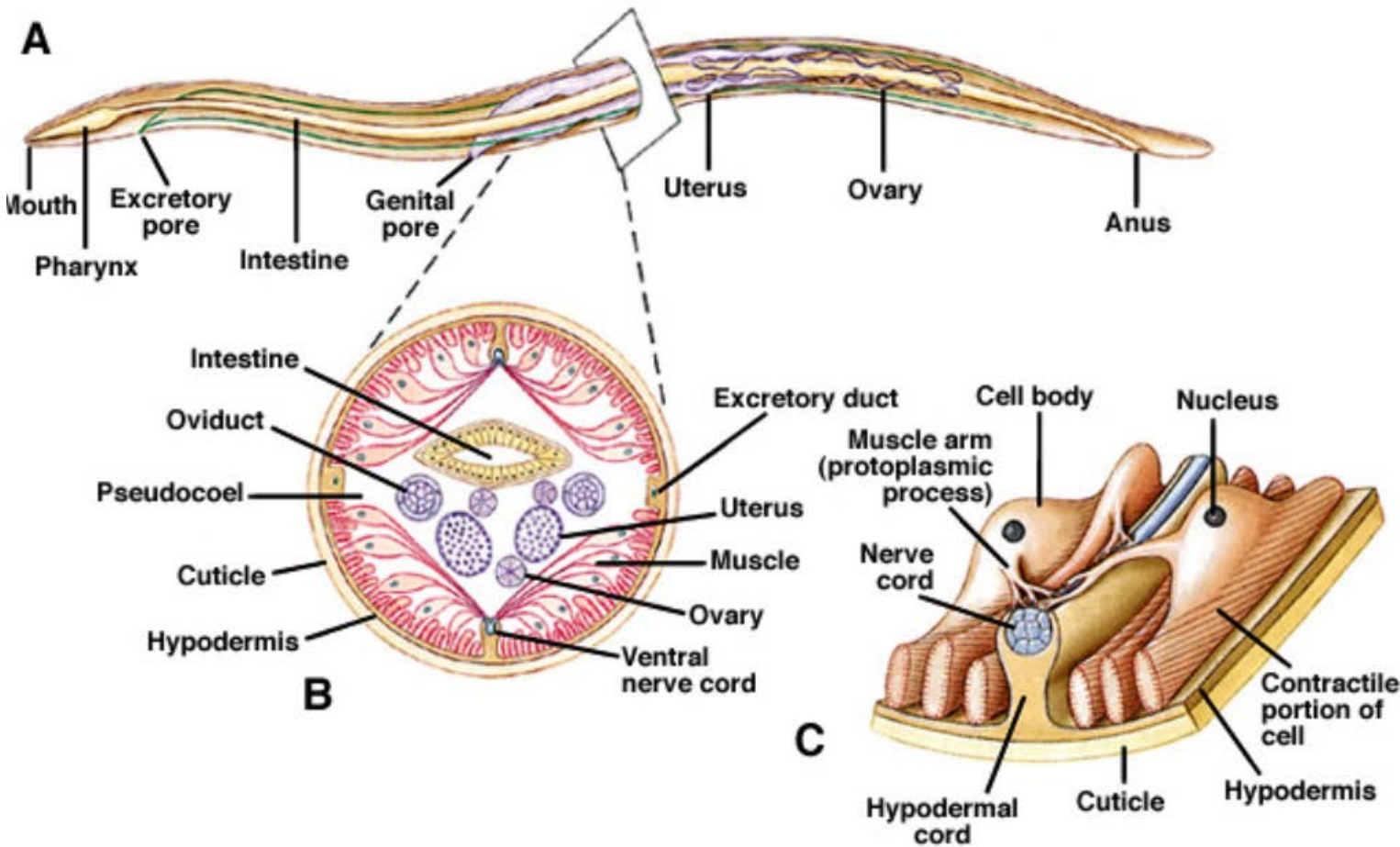
TISK CVIČENÍ



NEMATODA (HLÍSTICE) – STAVBA TĚLA

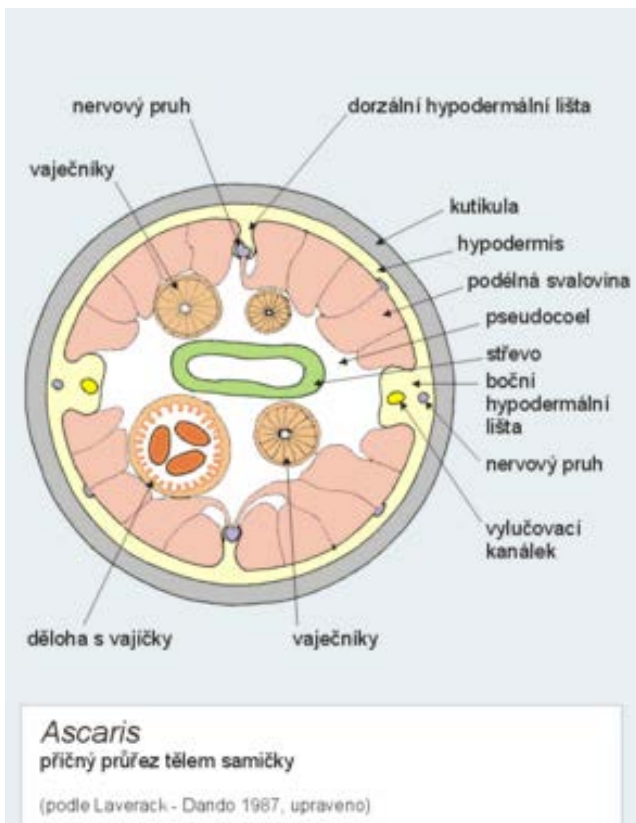
8

TISK CVIČENÍ

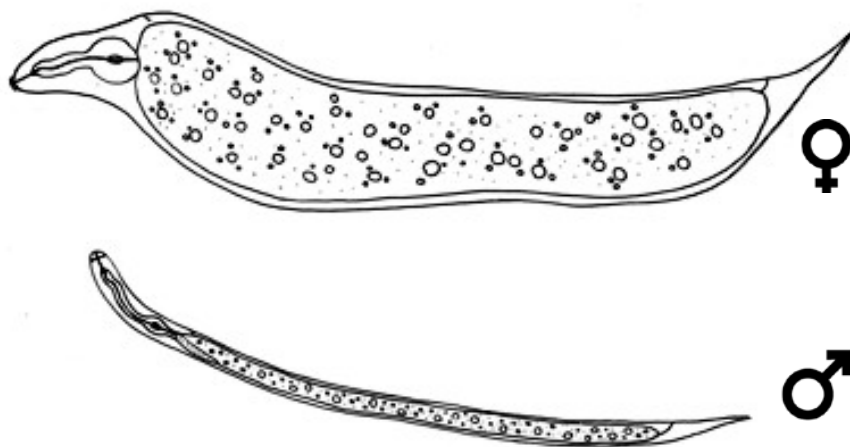


NEMATODA (HLÍSTICE) - TĚLO

- tělo hlístic kruhový průřez – „round worms“
- protáhlé
- velikost různá μm až dm (výjimečně metry) (*Placentonema gigantissima* - placenta vorvaňů přes 8 m)
- někdy pohlavní dimorfismus (samička větší)

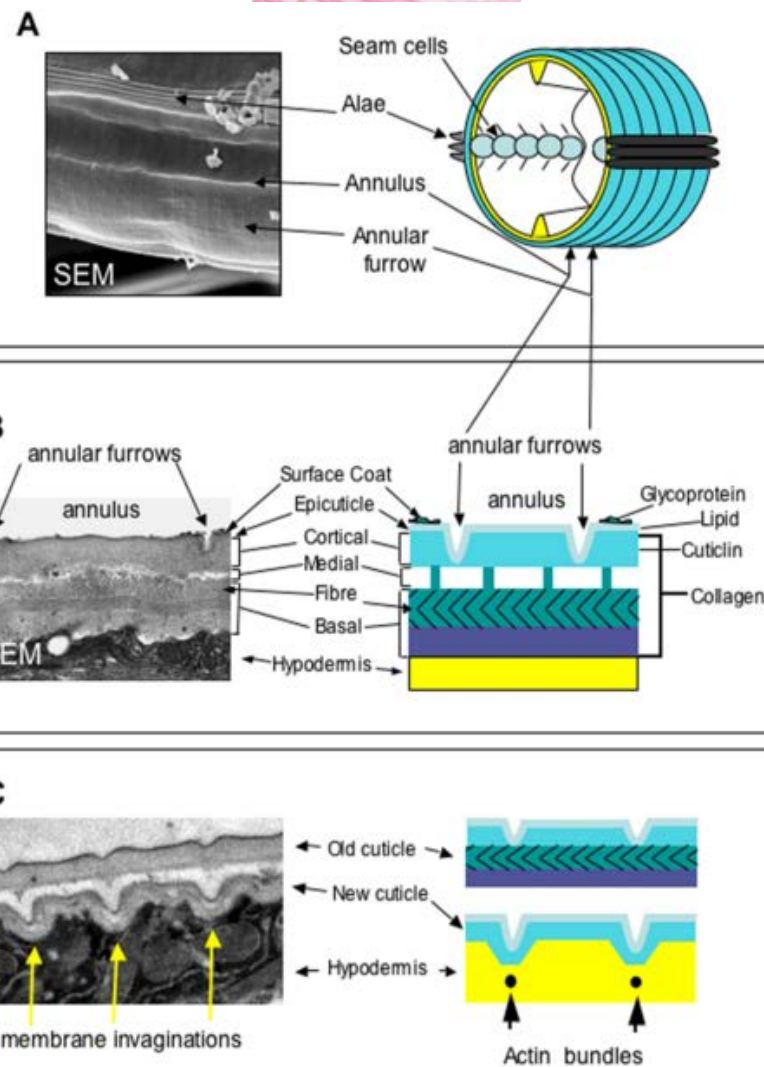


Heterodera glycines – fytonematod, soja



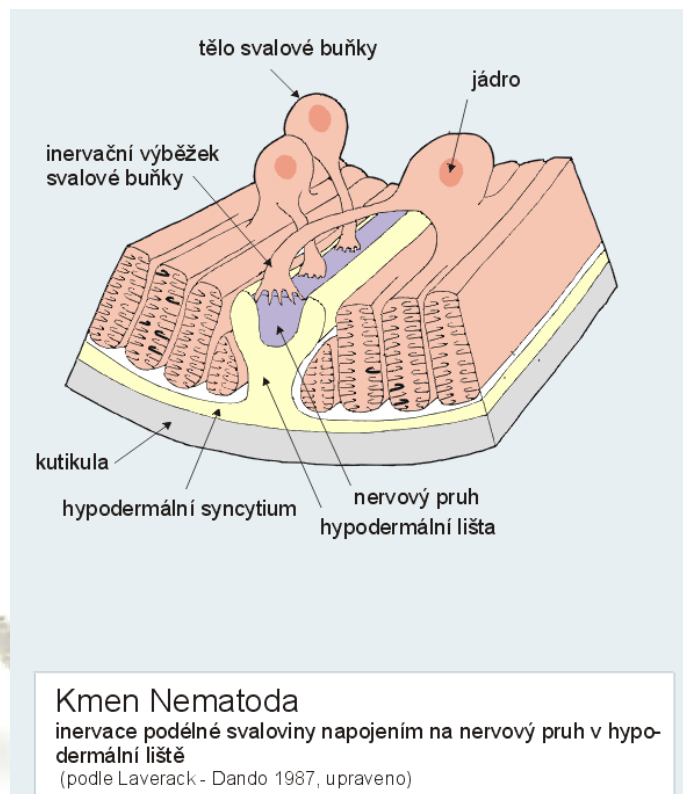
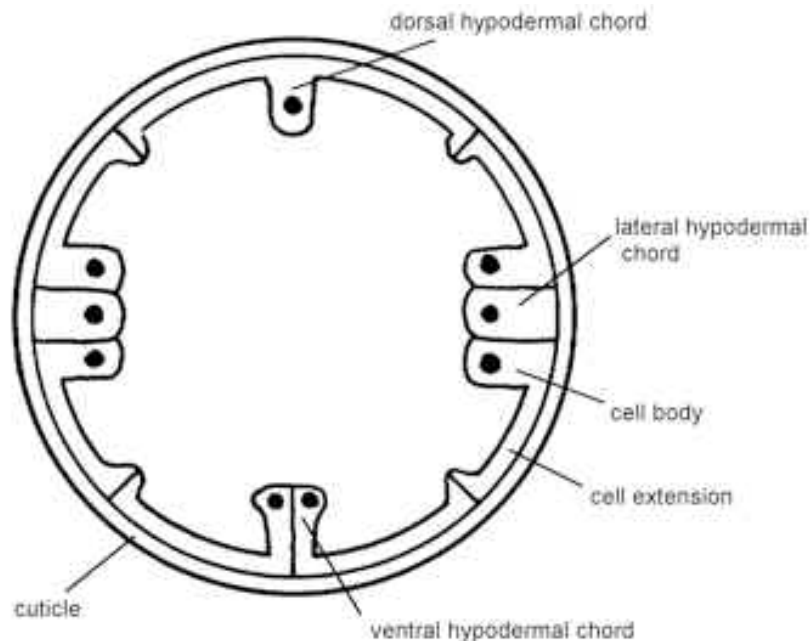
NEMATODA (HLÍSTICE) - TĚLO

- povrch – několikavrstevná kutikula (až 2 mm silná u velkých hlístic)
(stavba variabilní v rámci druhů)
- syntéza probíhá v buňkách hypodermis (epidermis)
- hypodermis - subkutikulární epitel
- (tenká vrstva mezi kutikulou a svalovinou, s výběžky do těla)
- obvykle syncytiální (zejména u velkých parazitických hlístic)
- z jednotlivých epitelových buněk (např. volně žijící)
- základní vrstvy - epi-, exo-, mezo- a endokutikula (+ podvrstvy)
(epikutikula pokryta vrstvou glykokalyxu)



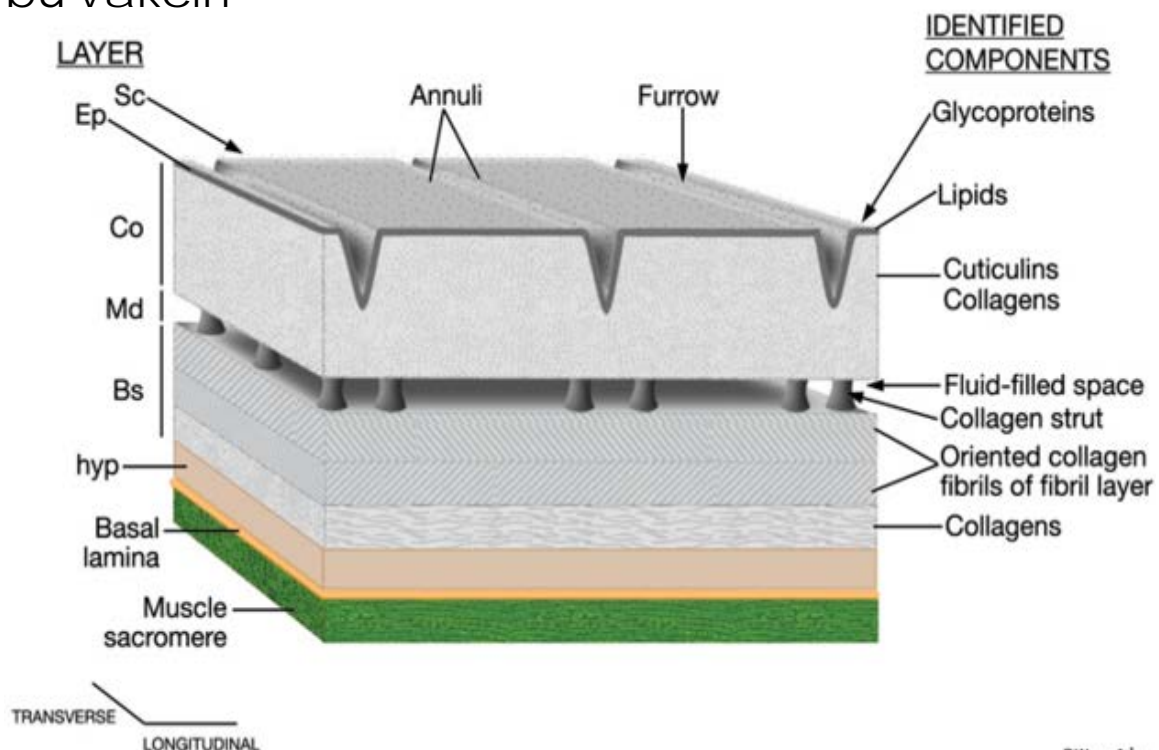
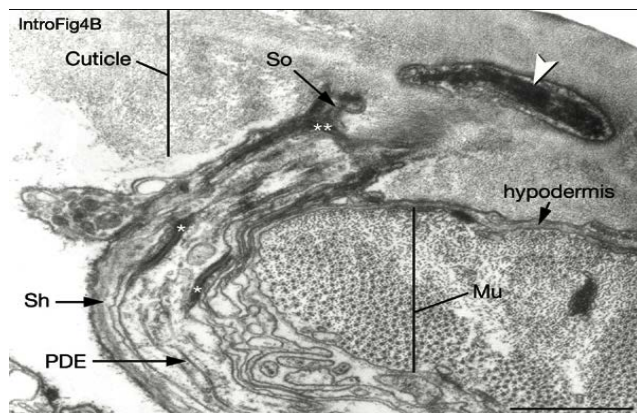
NEMATODA (HLÍSTICE) – TĚLO - KUTIKULA

- hypodermis
 - obvykle 4 výběžky:
 - dorzální a ventrální (spojení s nervovými trubicemi)
 - 2 laterální (spojení s exkrečními kanály)
- Inervace podélné svaloviny napojení na nervový pruh v hypodermální liště



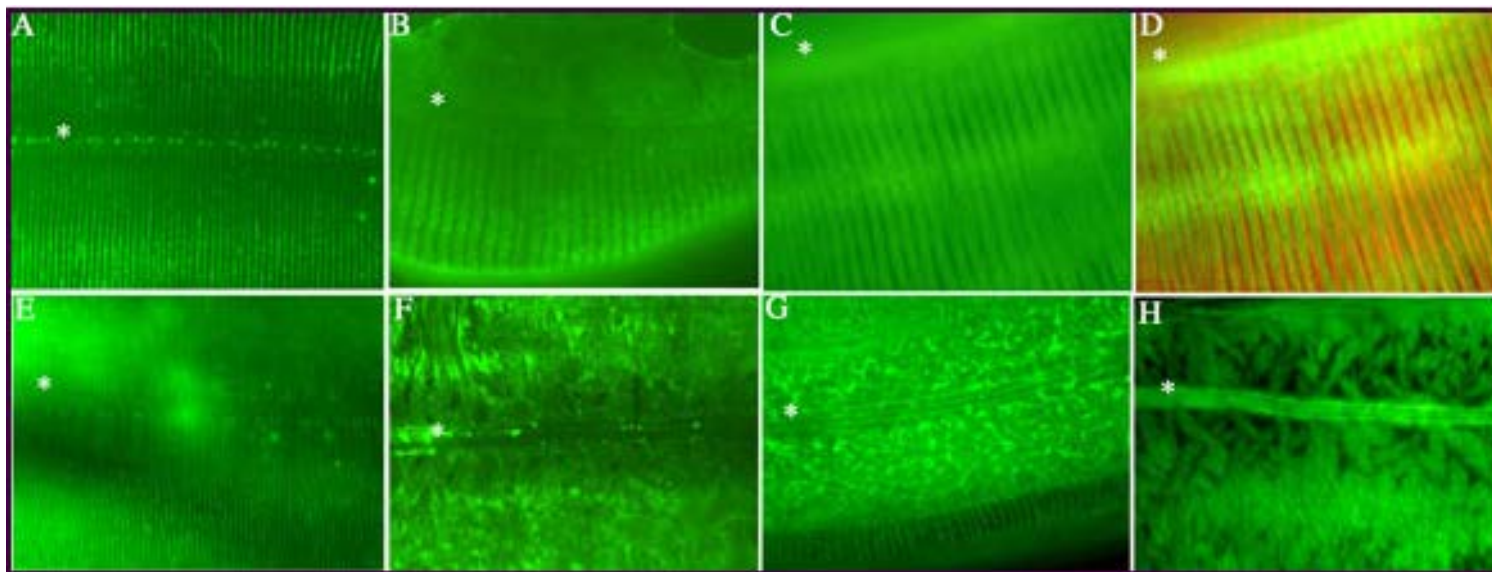
NEMATODA (HLÍSTICE) – TĚLO - KUTIKULA

- složení kutikuly
 - kolageny - propojeny S=S můstky, rozpustné v redukčních agens
 - kutikuliny (nekolagenní proteiny) - kovalentní vazby přes tyrozin, nerozpustné v detergentech a redukčních agens (dominance u volně žijících stadií)
- hydrofilní povrchové proteiny a glykoproteiny - dobře rozpustné, antigenní => využití pro tvorbu vakcín
- exkrečně-sekreční antigeny - stadiově specifické (i obměna v rámci stadia) - antigenní => využití pro tvorbu vakcín
- malé množství lipidů
- sacharidové komponenty



NEMATODA (HLÍSTICE) – TĚLO - KUTIKULA

- složení kutikuly
- lokalizace kolagenu



Localization of cuticle collagens. All images are of the adult cuticle and the position of the lateral alae is indicated by an asterisk. (A) Immunolocalization of DPY-7 (McMahon et al., 2003) in the N2 cuticle; the regular stripe pattern is evident and corresponds to the location of the annular furrows. (B) Immunolocalization of epitope-tagged DPY-13 in the N2 cuticle; these broader stripes locate to annuli. (C) Localization of COL-19::GFP tagged protein (Thein et al., 2003) in a wild type background; the COL-19 localization is comparable to the DPY-13 localization depicted in B, but is also abundant in the lateral alae. (D) Immunolocalization of DPY-7 (red) and localization of COL-19::GFP (green) demonstrating that DYP-7 is expressed in the gaps between the COL-19 stripes. (E) Immunolocalization of DPY-7 in a *dpy-13(e458)* mutant background. Consistent with the narrower annuli of the *dpy-13* mutant the DPY-7 stripes are closer together (compare to A). (F) Immunolocalization of epitope-tagged DPY-13 in the *dpy-7(e88)* mutant background. The regular striped pattern is lost. (G) Localization of COL-19::GFP tagged protein in a *dpy-13(e458)* mutant background. The COL-19 pattern is disrupted proximal to the alae, however the dorsal and ventral annular stripes are present (see bottom of images). The stripes are narrower, consistent with the narrow annuli of the *dpy-13(e458)* mutant (compare to wild type in C). (H) Localization of COL-19::GFP tagged protein in a *dpy-7(e88)* mutant background. The regular stripe pattern is lost.

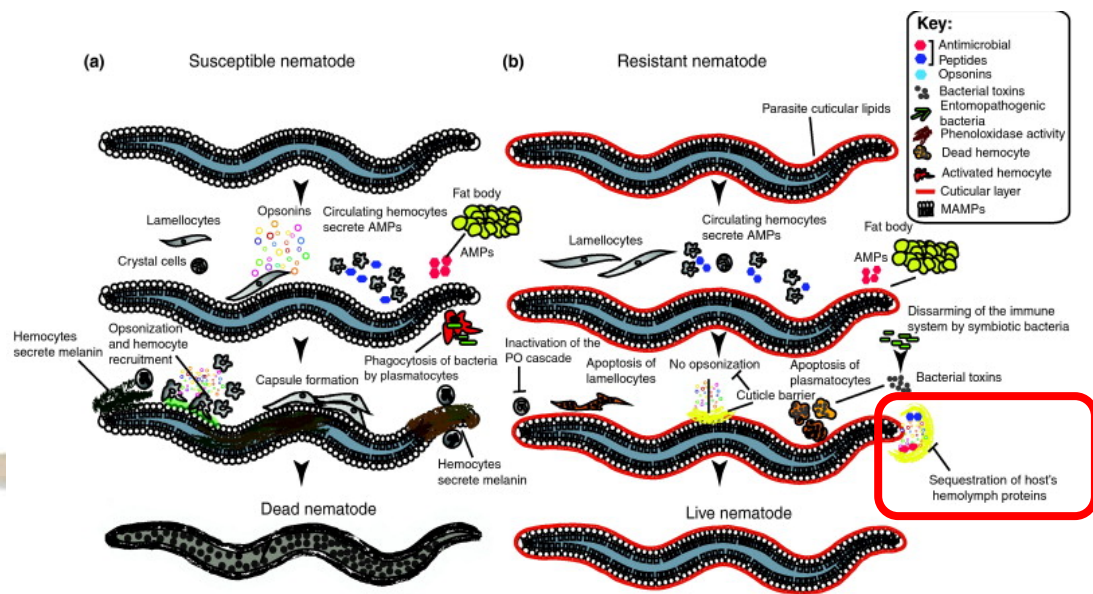




NEMATODA (HLÍSTICE) – TĚLO - KUTIKULA

- funkce**

- opora (exoskelet)
- ochranná vrstva (i látky schopné odštěpovat hostitelské IgG a další mechanismy)
- výměna látek => interakce parazit x prostředí, osmoregulace
dovnitř - kolagenní matrix obsahuje vodní póry propustné pro malé molekuly, průměr
asi 15 Å ($1\text{Å} = 10^{-10}\text{m}$) - rychlé pronikání kationt
ven - transport organických kyselin z glykolýzy, pufování pH vodních pórů a
okolního mikroprostředí na hodnoty kolem 5,0 (oproti střevu asi o 0,5 méně)



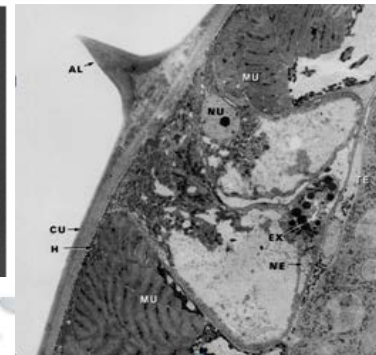
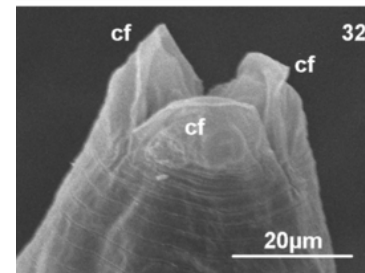
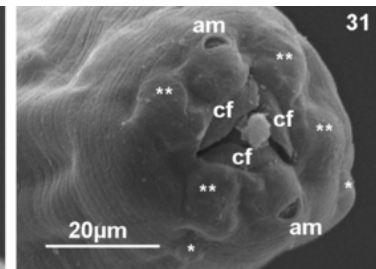
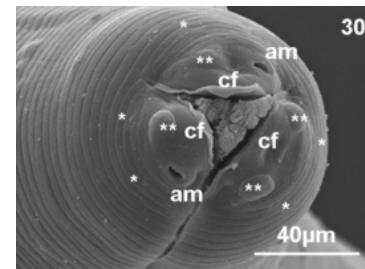
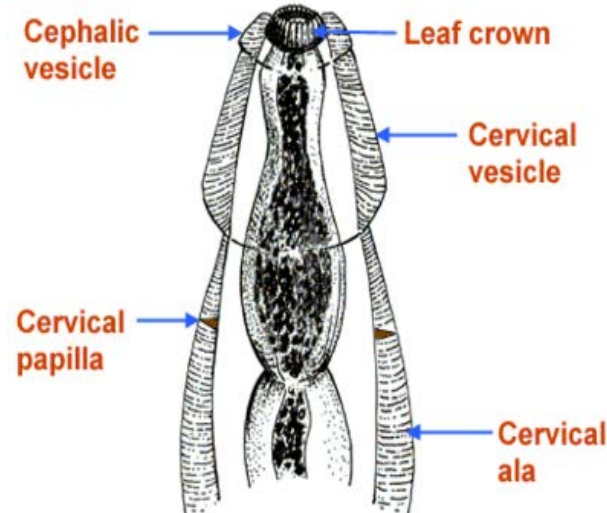
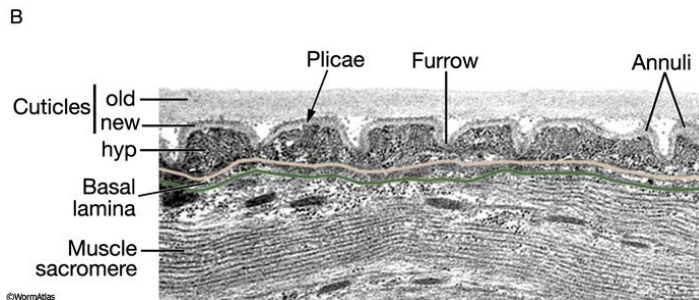
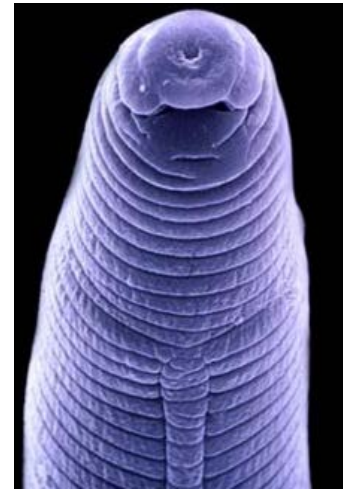
maskování – vazba hostitelských proteinů



NEMATODA (HLÍSTICE) – TĚLO - KUTIKULA

8

- pseudosegmentace + výběžky (např. trny, papily, žebra, hřebeny, výdutě a rozšířeniny - šíjové (cervikální), boční (laterální) a ocasních (kaudální) křídla => taxonomizace (přichytná funkce, u samců přidavné kopulační orgány)



NEMATODA (HLÍSTICE) – TĚLO - KUTIKULA

- **glykokalyx** – povrchový plášť
 - glykosaminoglykany a proteoglykany
 - syntetizován v ezofageálních a exkrečně-sekrečních žlázách - na povrch se dostává přes kutikulární póry, vývody žláz a exkreční soustavy nebo přes přijímací (ústní) otvor
 - výrazný záporný celkový náboj, větší než u savčích buněk, srovnatelný s nábojem na povrchu *Leishmania donovani*

[J. Parasitol. 1993 Feb;27\(2\):207-16.](#)

Determination of the role of cuticular carbohydrates in the hemocompatibility of *Dirofilaria immitis* (Nematoda).

[Kadipasaoglu KA¹](#), [Bilge FH](#), [Baier RE](#).

Author information

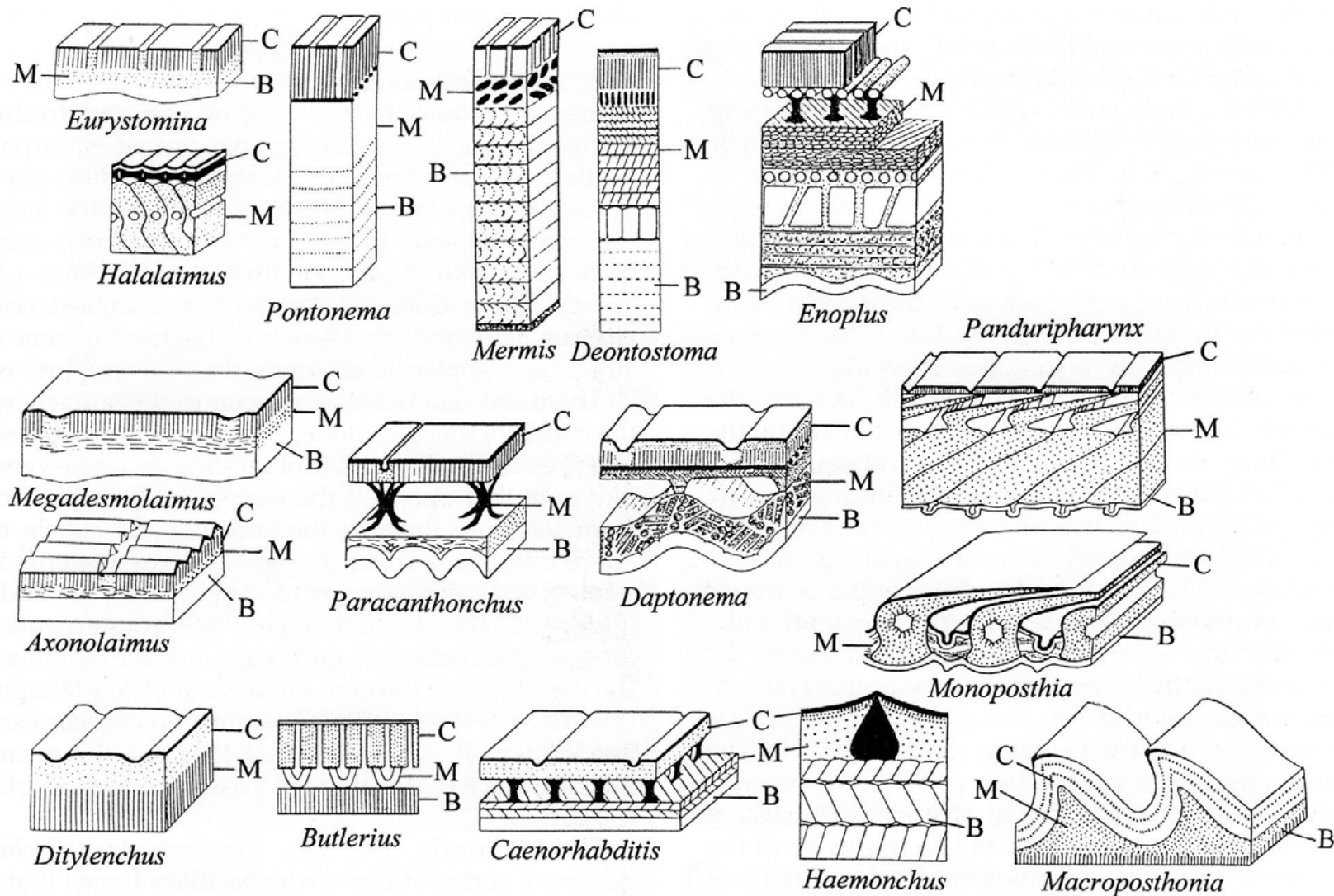
Abstract

We have partially characterized surface glycoproteins of the canine heartworm, *Dirofilaria immitis*. Histochemical studies indicated the presence of neutral and acidic mucopolysaccharides at the blood-cuticle interface. Fluorescein isothiocyanate-conjugated lectin binding patterns suggested the presence of alpha-D-glucosyl and/or alpha-D-mannosyl, beta-galactosyl, N-acetylneuraminyl and N-acetylated-D-hexosaminy (sialic and glucuronic acids, respectively) terminal residues among the constituent sugars of the glycocalyx. An additional goal of this study was to assess the significance of each carbohydrate in parasite hemocompatibility by using scanning electron microscopy, internal reflection infrared spectroscopy, and comprehensive contact angle measurements. Each carbohydrate identified in the glycocalyx was selectively cleaved with the appropriate exoglycosidase. Heart-worms bearing native and enzyme-altered surfaces were exposed to platelet-rich canine plasma. Activation and aggregation of platelets were significantly increased on enzyme-treated surfaces as compared with native surfaces. Enzyme-induced cleavage of carbohydrate residues was associated with an increase in critical surface tension or a loss in cuticular structural integrity or both. Hemocompatibility of the heartworm cuticle depends on the retention of a stable saccharide-rich layer that minimizes interaction with plasma proteins and platelets; thus, carbohydrate residues on the glycocalyx may contribute to parasite hemocompatibility. The presence of similar low-critical-surface-tension coatings with high mechanical integrity may impart thromboresistance to other polyphenolic or chitinous substances.

PMID: 8436577 [PubMed - Indexed for MEDLINE]

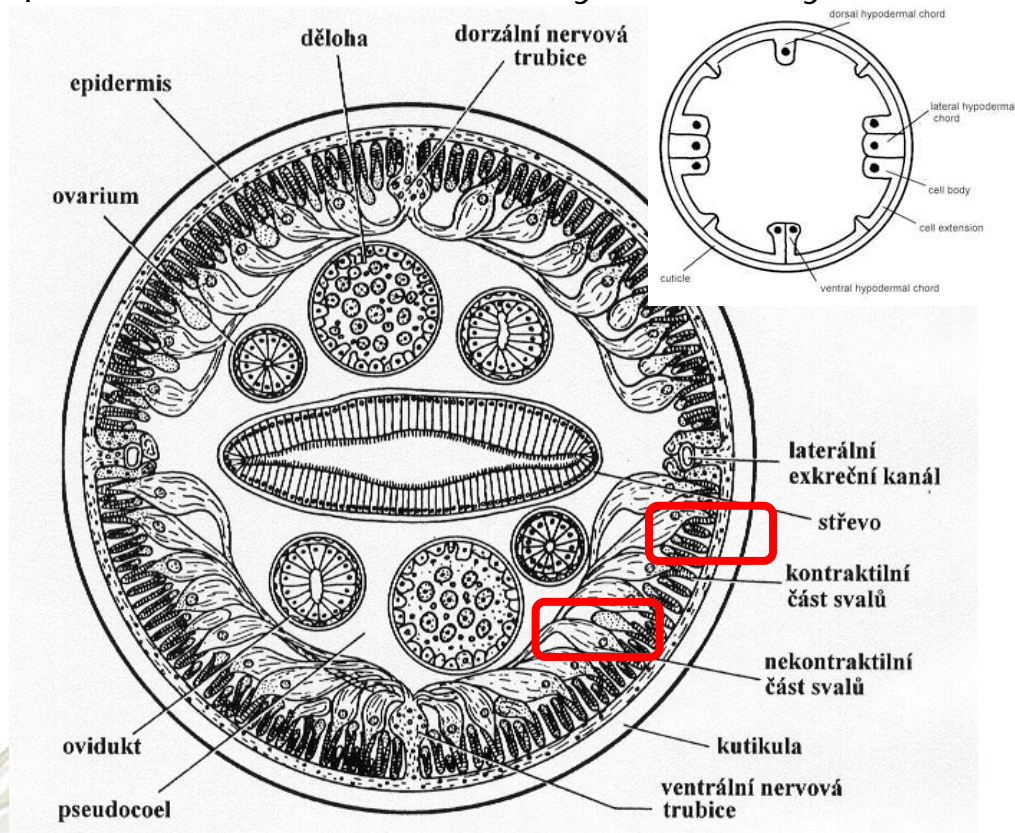
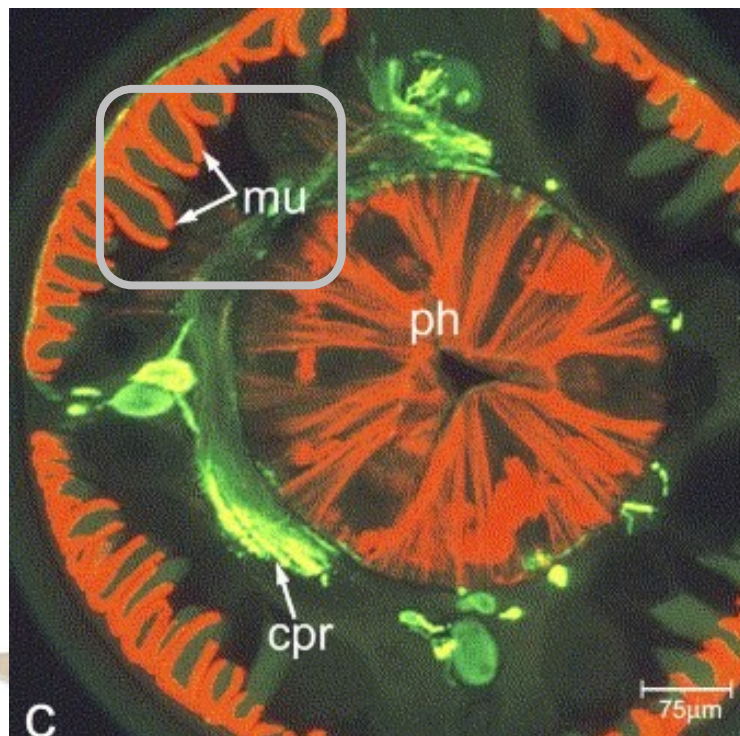


RŮZNÉ STAVBA KUTIKULY – DRUHY NEMATODŮ

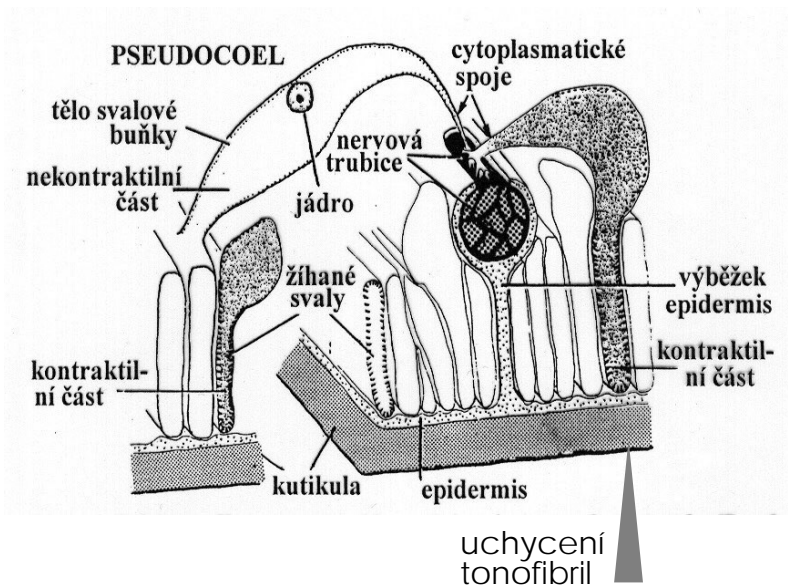


SVALOVÁ SOUSTAVA

- **podpovrchová svalovina – pouze podélná**
 - svazky umístěny v kvadrantech mezi výběžky hypodermis
 - orgánově budovaná
 - svalová vlákna vykazují příčné žíhání
 - prakticky žádné či velmi omezené penetrace svalů nervovými vlákny



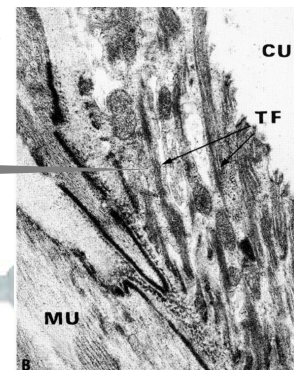
- 3 typy svalových buněk



kontraktilní část uchycená k
hypodermis a kutikule přes tonofibrily

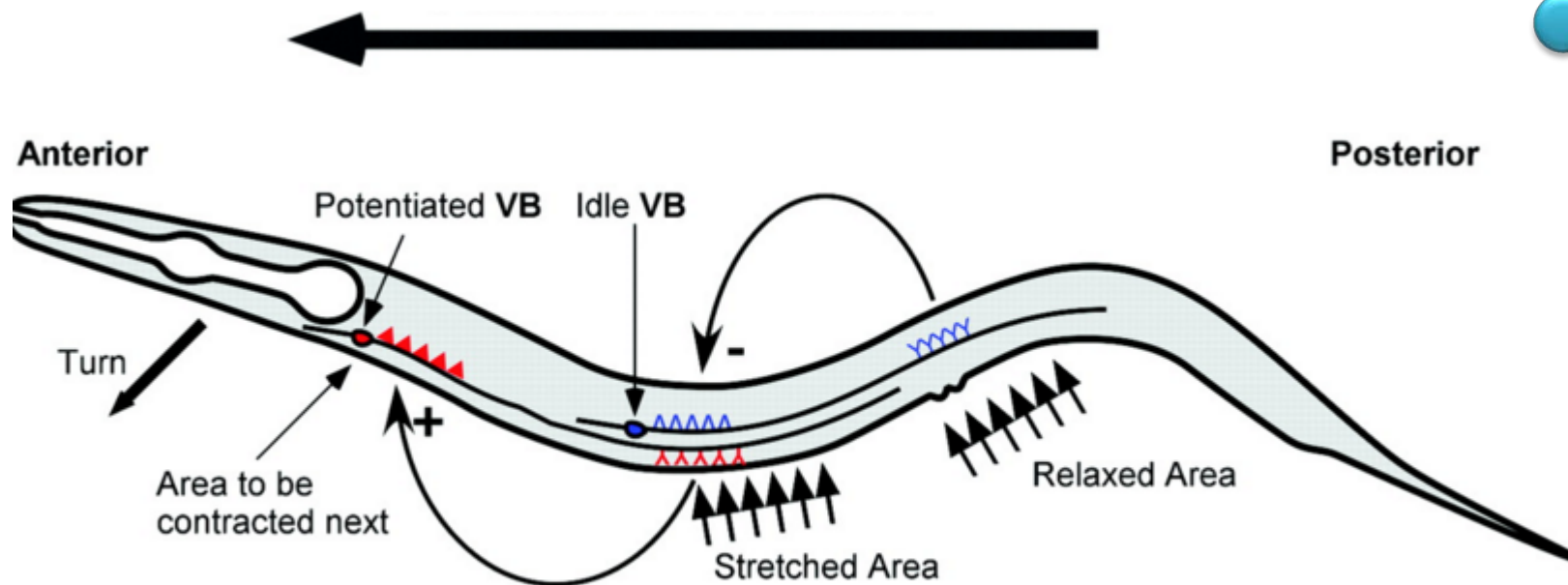
nekontraktilní část obsahující jádro

cytoplasmatický výběžek



SVALOVÁ SOUSTAVA - POHYB

- svalová kontrakce a relaxace
- opačné reakce protilehlých svalových skupin

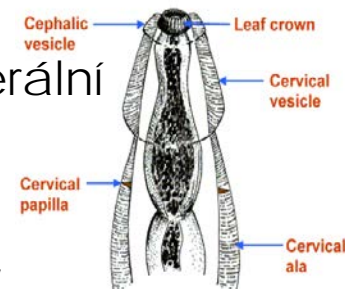


▲ Potentiated NMJ ▲ Idle NMJ Y Open channel Y Closed channel

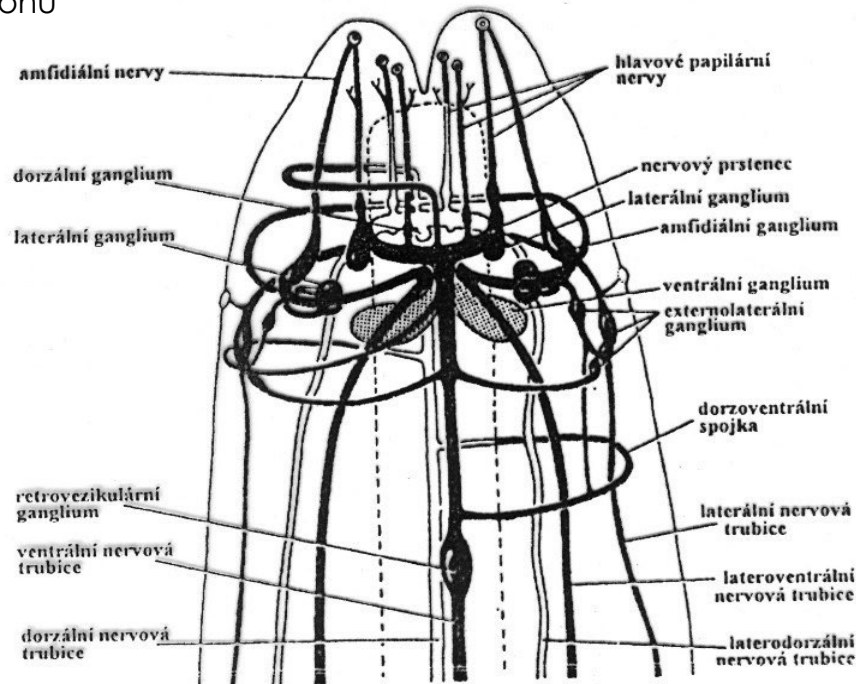
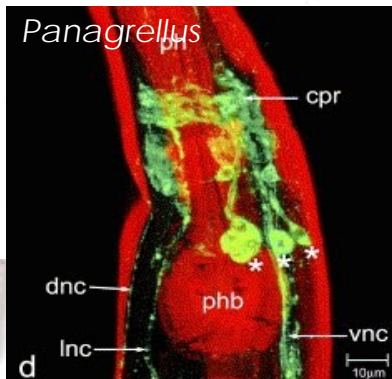
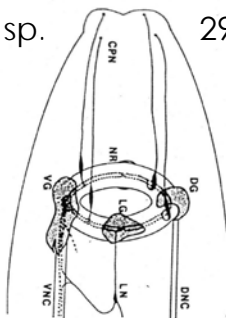
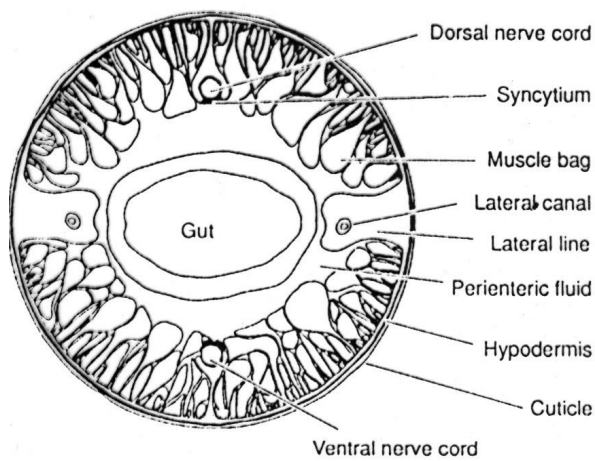


NERVOVÁ SOUSTAVA

- hltanový prstenec
dopředu vybíhají nervové větve asociovány s hlavovými mechano- a chemosenzorickými papilami - **amfidy**
- dozadu vybíhají dorsální a ventrální, někdy submediální a laterální nervové provazce spojené komisurami (někdy periferní ganglia)
- laterální provazce inervují cervikální senzorické papily – **deiridy**

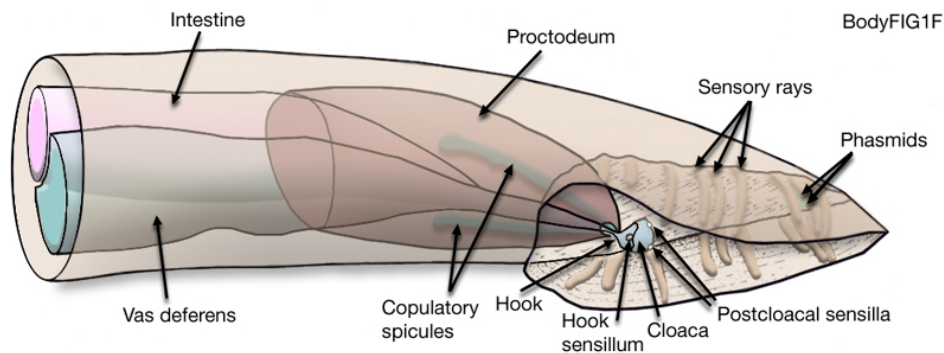


hlavové nervy *Ascaris* sp. 298 neuronů

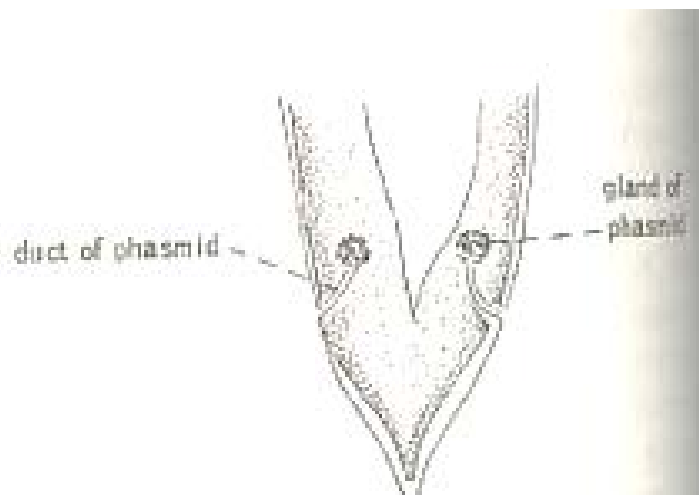
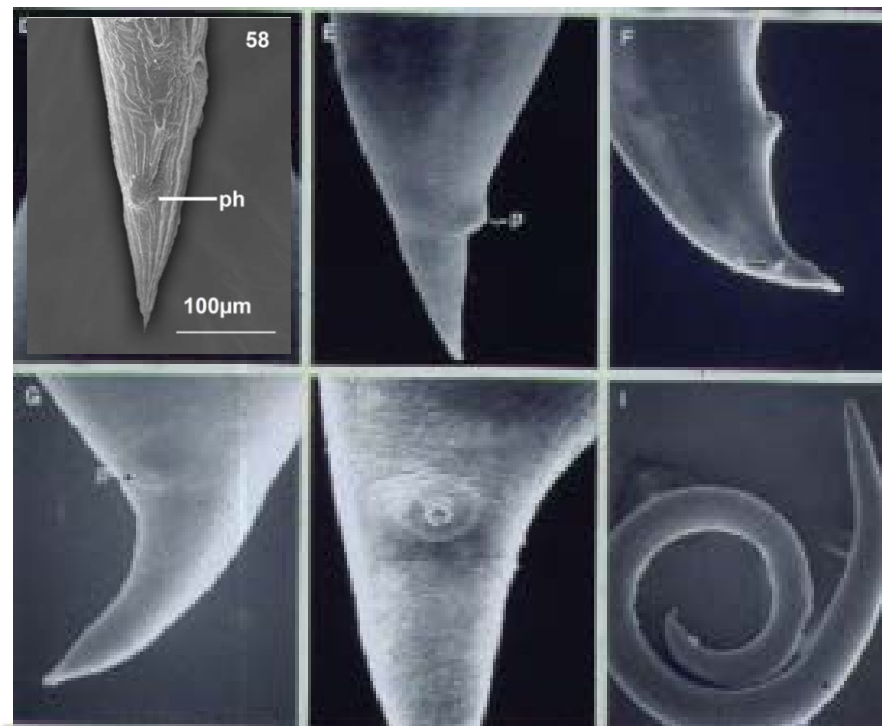


NERVOVÁ SOUSTAVA

- další senzorké papily – větší počet v kaudální části těla samců
v okolí pohlavních orgánů
- postanální senzorké a žlázné papily zvané - **fasmidy**



Adapted from Sulston et al, 1980.



NERVOVÁ SOUSTAVA

- **neuropřenašeče**

- acetylcholin
 - excitační
- otevření neselektivních membránových kanálů pro Na^+ a K^+
- GABA (gamma-aminomáselná kyselina)
 - inhibiční
- ostatní: serotonin (5-hydroxytryptamin), L- glutamát, NO

- **regulační peptidy (neuropeptidy)**

- -Phe-Met-Arg-Phe-NH₂, C-terminálně uložený amid (FMRF-amid)
- excitační a inhibiční efekt
- u nematodů mnoho FMRF specifických (u platyhelmintů málo)

frontiers in
ENDOCRINOLOGY

REVIEW ARTICLE
published: 16 June 2014
doi: 10.3389/fendo.2014.00090



The FMRFamide-like peptide family in nematodes

Katleen Peymen[†], Jan Watteyne[†], Lotte Frooninckx, Liliane Schoofs and Isabel Beets*

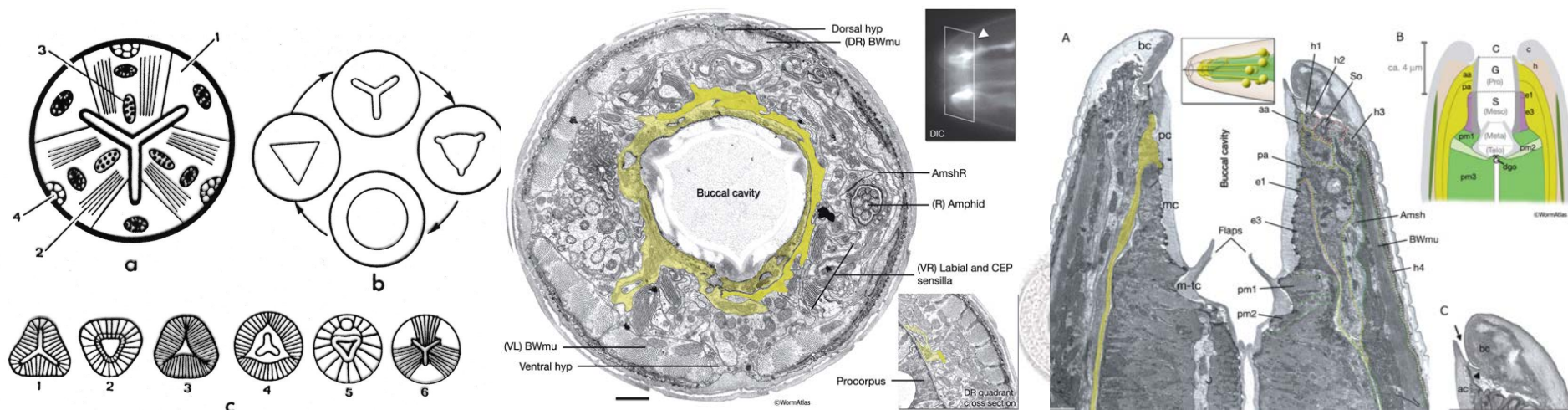
Functional Genomics and Proteomics Group, Department of Biology, KU Leuven, Leuven, Belgium





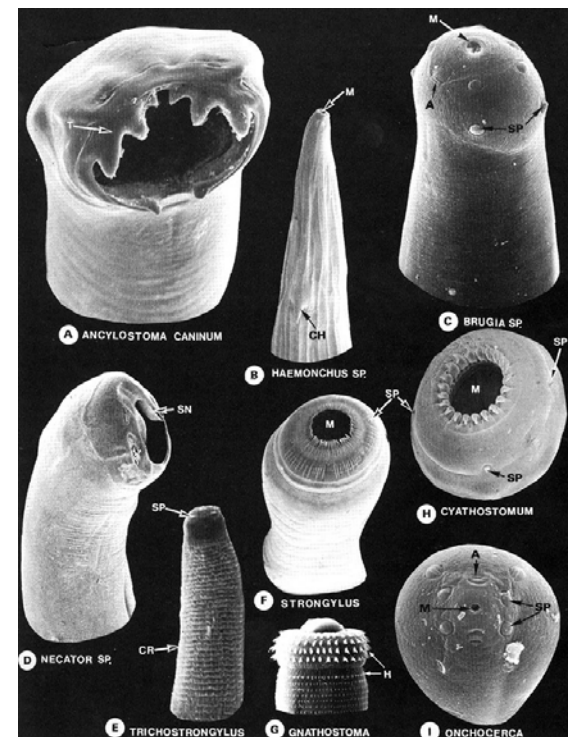
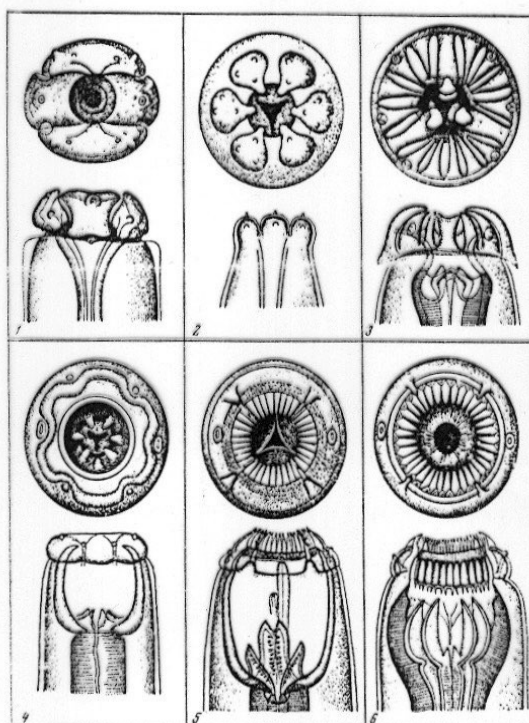
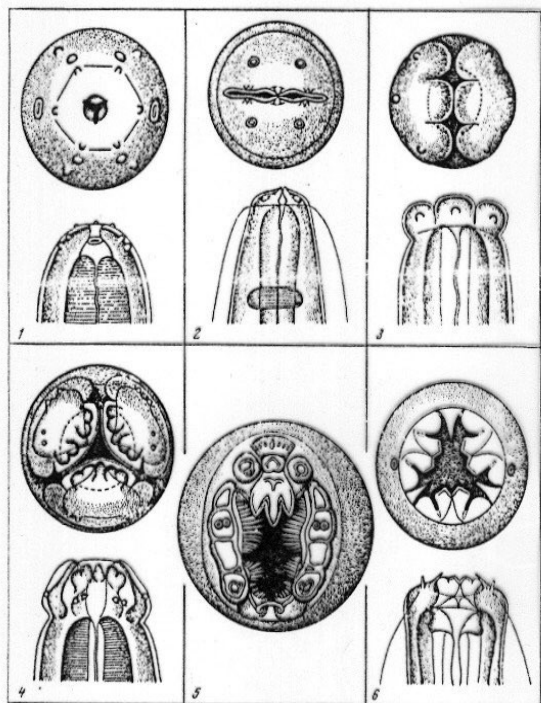
TRÁVICÍ SOUSTAVA

- u **většiny** parazitických hlístic **dobře** vyvinuta
 - zdroj potravy pro parazitické hlístice - trávenina (z trávicího traktu hostitele, krev či jiné tělní tekutiny, buněčná drť z parazitovaných tkání,
 - fytonematodi - obsah rostlinných buněk (živiny mohou být do určité míry přijímány povrchem těla
- **adaptace ústní dutiny** k příjmu daného typu potravy (na jejím počátku různé pohyblivé útvary zvané pysky - labia, někdy ozubené)
 - různý tvar a velikost ú.d.
 - vyústění je většinou terminální (někdy subterminální)
 - někdy mohutná ústní kapsula (zuby, lišty ...)
 - u fytopatogenních hlístic a některých entomofágních skupin je ústní dutina přeměněna v dutý bodec – stomatostyl (stylet)



TRÁVICÍ SOUSTAVA

- ústní dutiny – variabilita – kapsule, pysky



TRÁVICÍ SOUSTAVA

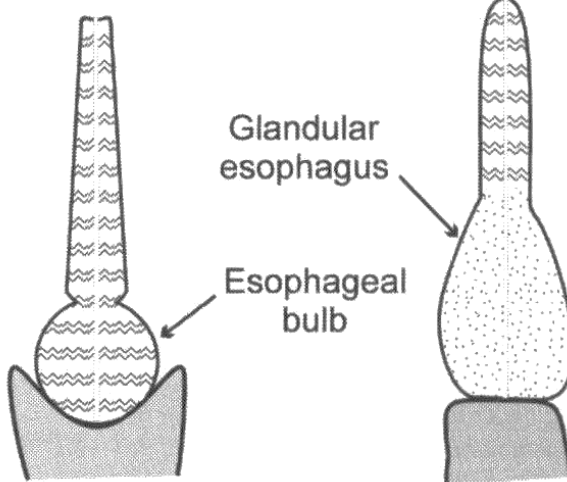
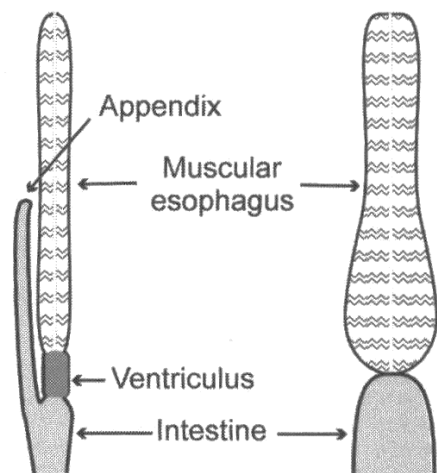
- hltan (farynx) - svalnatá „pumpa“ zajišťující příjem potravy
 - bývá rozdělen na část žláznatou a svalnatou.
 - v zadní části se může rozšiřovat - kulovitý či kónický bulbus (u trichineloidních hlístic hlístic tvoří lem hltanu žláznaté buňky – stichocyty, tvoří stichosom)

Ascaridida

Strongylida

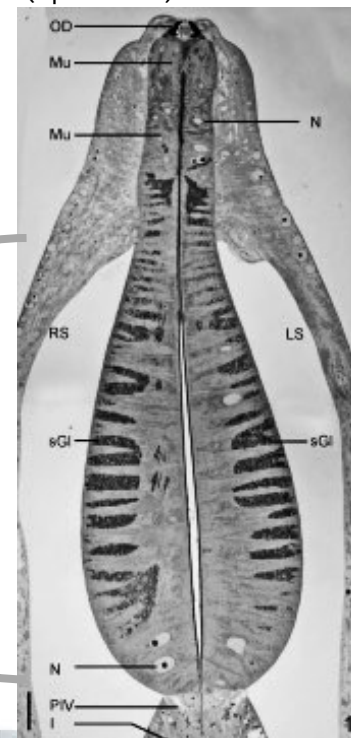
Oxyurida

Spirurida



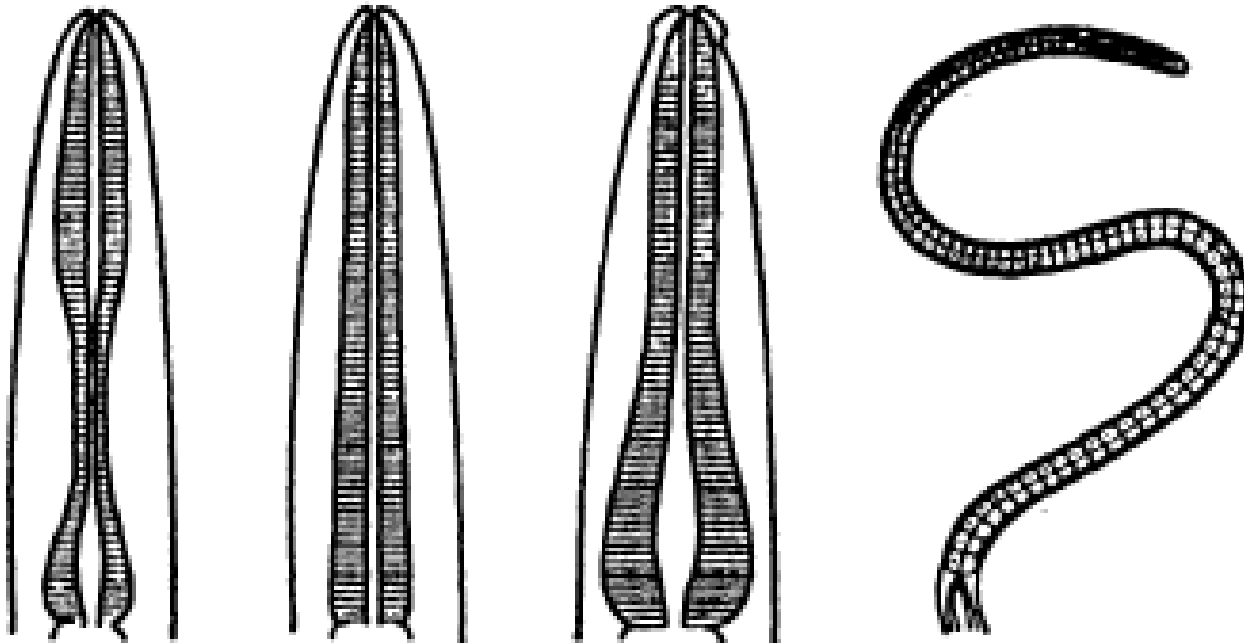
žláznatá část

Anguillicoloides crassus (Spirurina)



- hltan (farynx)

rhabditoidní (rhabditiformní), strongyloidní (filariformní), oxyuroidní, trichuroidní



TRÁVICÍ SOUSTAVA

- faryngeální žlázy

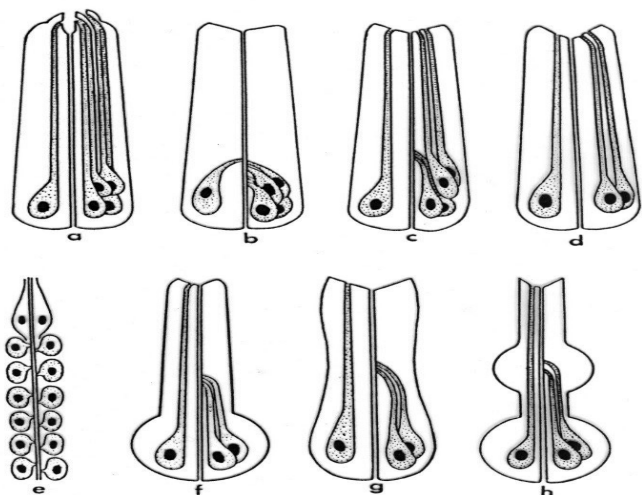
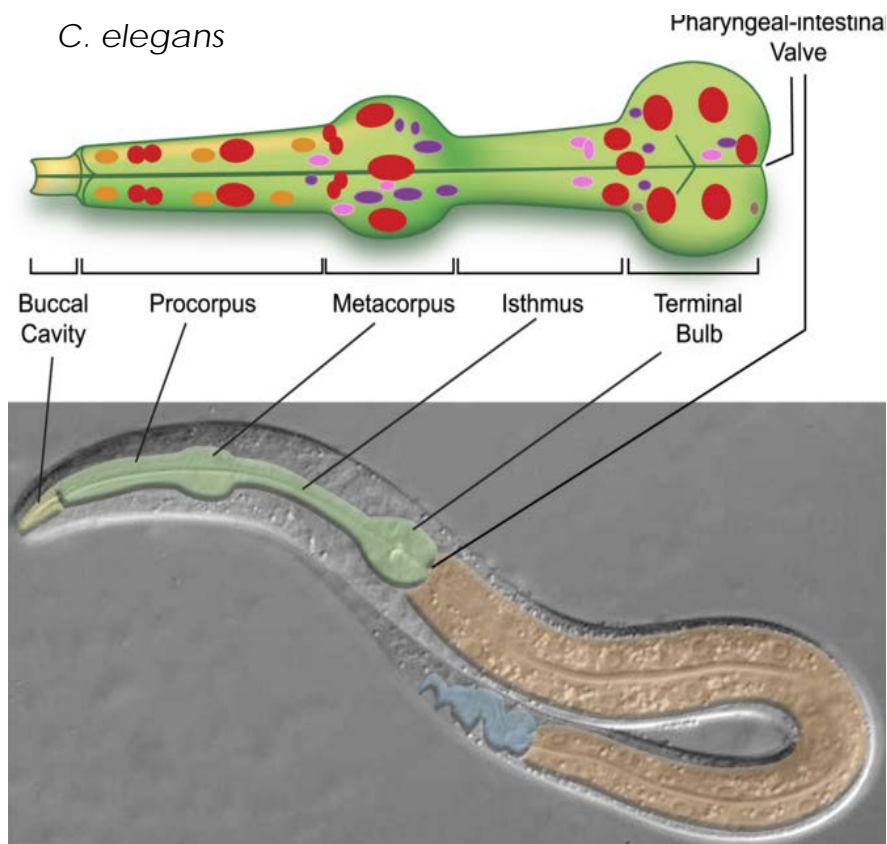
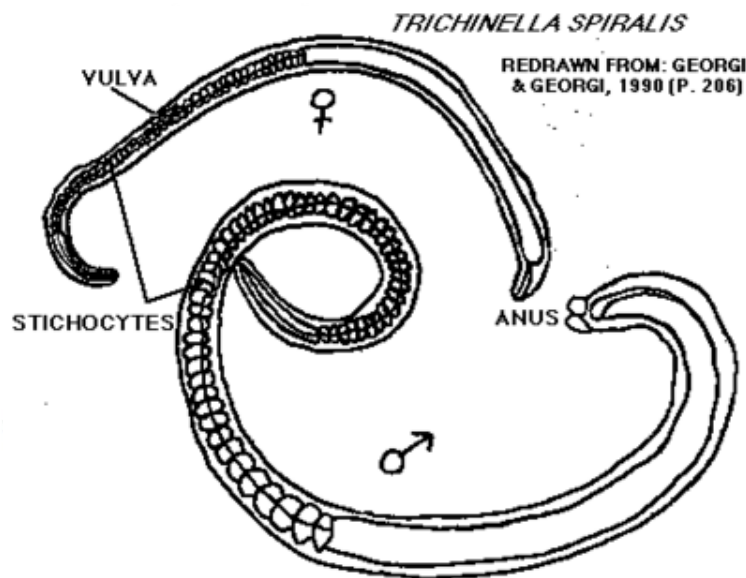


Figure 64. Basic arrangements of the glands in pharynges of nematodes: a, *Oncholaimus* type; b, *Mononchus* type; c, *Tripyla-Eleutherolaimus* type; d, *Eurytoma-Anticyclus* type; e, *Mermis* type; f, *Chromadora* type; g, *Cu-cullanus* type; h, *Rhabditis* type.

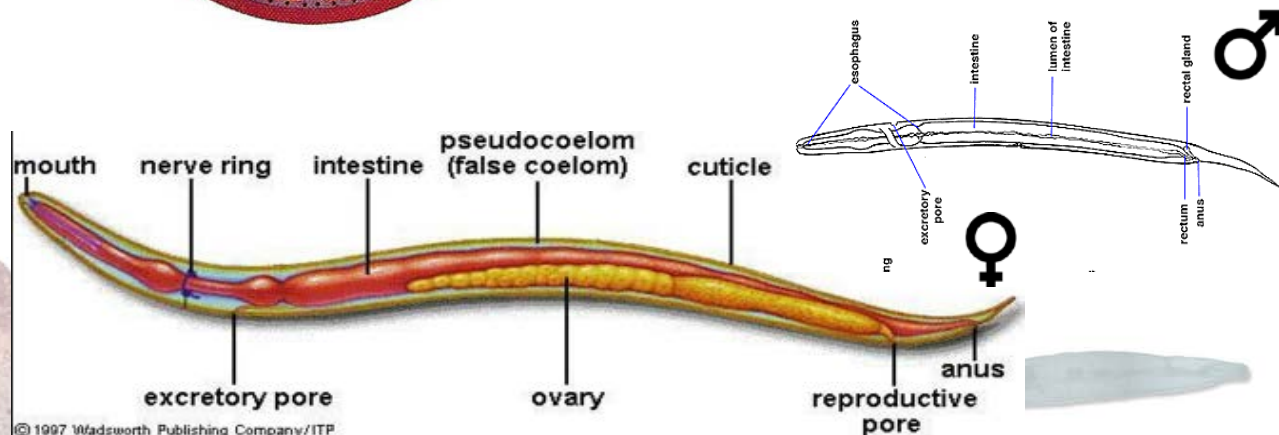
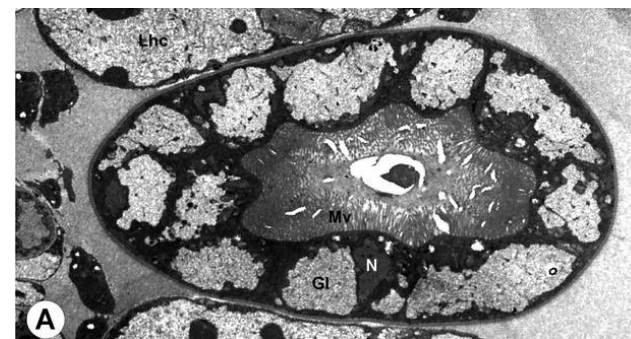
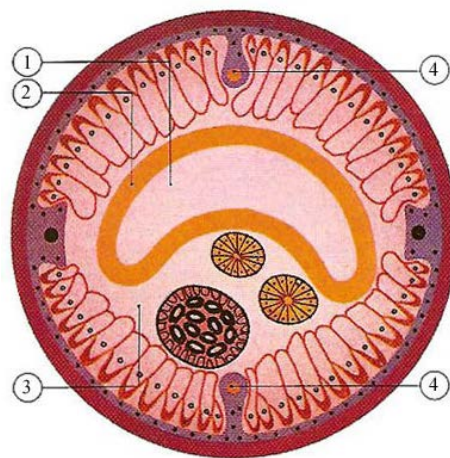
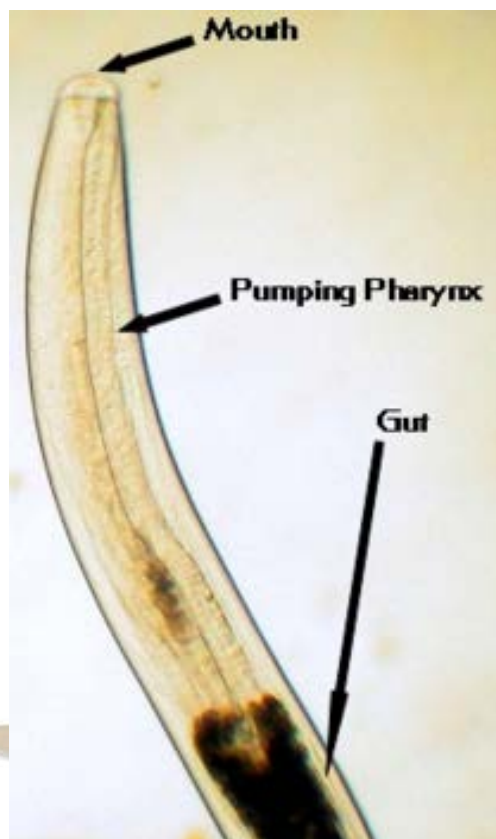


Pharynx. The *C. elegans* digestive tract is an epithelial tube consisting of the buccal cavity (lower panel, yellow), foregut or pharynx (green), midgut or intestine (orange) and hindgut (blue). Nuclei within the pharynx (upper panel) are shown as red muscles, purple neurons, orange epithelia, pink marginal cells and **brown glands**. Not shown: arcade cells and pharyngeal intestinal valves.

TRÁVICÍ SOUSTAVA

• střevo

- jednoduchá trubice (někdy na začátku postranní výběžek – slepé střevo (caecum))
- u samic ústí střevo análním otvorem
- u samců je vyústění společné s pohlavní soustavou do kloaky
- epitel tvořen separovanými buňkami



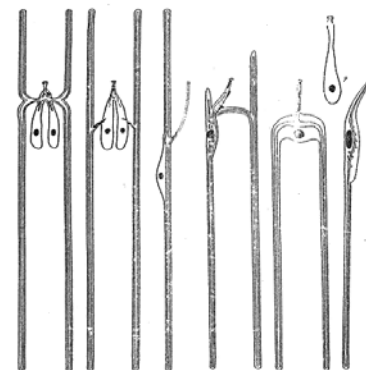
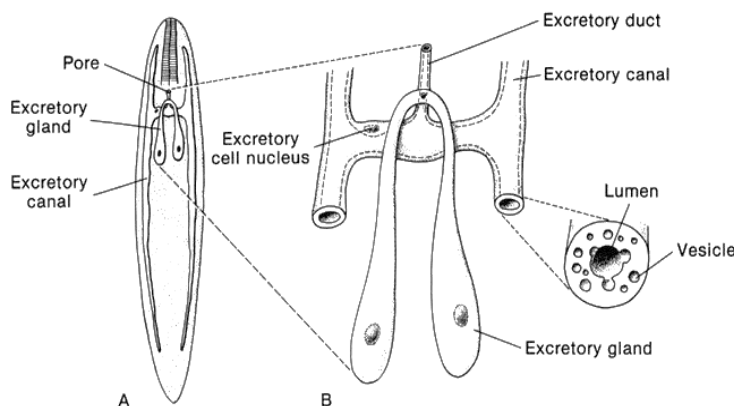
EXKREČÍ SOUSTAVA

- **u různých skupin hlístic různá stavba**
 - většinou kombinovaná exkrečně-sekreční funkce (i osmoregulace)
 - ústí exkrečním pórem - ventrálně v přední části těla hlístice
 - mechanismus filtrace není zcela objasněn (četné interdigitace kanálků s hypodermis filtrace možná díky vysokému tlaku tekutiny v pseudocelu)
- **dva typy**
 1. dva laterální kanálky spojené v přední části exkrečním sinem (systém má tvar písmene H či obráceného U), do něj ústí dvě žlázové buňky tvořící renetu (Secernentea), kanálky jsou napojeny na exkreční porus středovým duktem
 2. jednobuněčná ventrální reneta napojená duktem přímo na exkreční porus (Adenophorea)

(u některých skupin bývá přítomen i kaudální exkreční systém tvořený obdobnou žlázkou (spinereta) a kanálky ve výbězcích hypodermis v zadní části těla)

komplex 4 (5) exkrečních buněk

žláznaté exkreční buňky (renety) = 2
 exkreční kanálky (chordy) = 1
 exkreční vývod = 1
 exkreční pór = 1



POHLAVNÍ SOUSTAVA

- **gonochoristi** - sexuální dimorfismus
 - výjimečně partenogenetická generace (háďátka) nebo hermafroditismus
 - traumatická inseminace
 - většina oviparních, vzácněji ovoviviparních (filárie a svalovci)
 - odolnost vajíček => typ ŽC (*Ancylostoma* - tenkostěnná, *Ascaris* - silnostěnná)

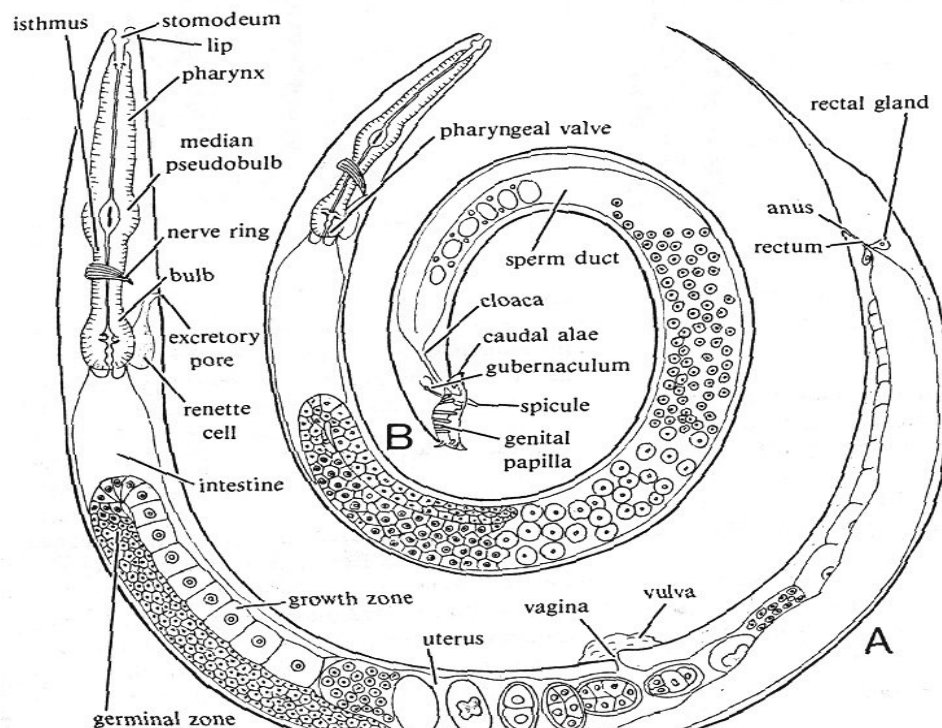


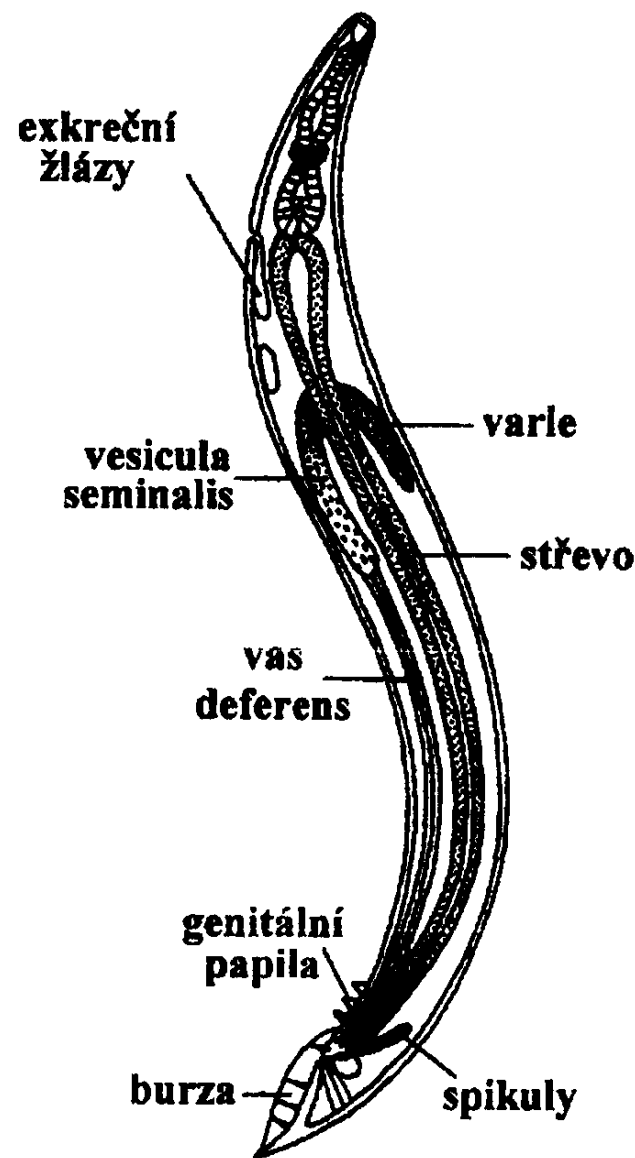
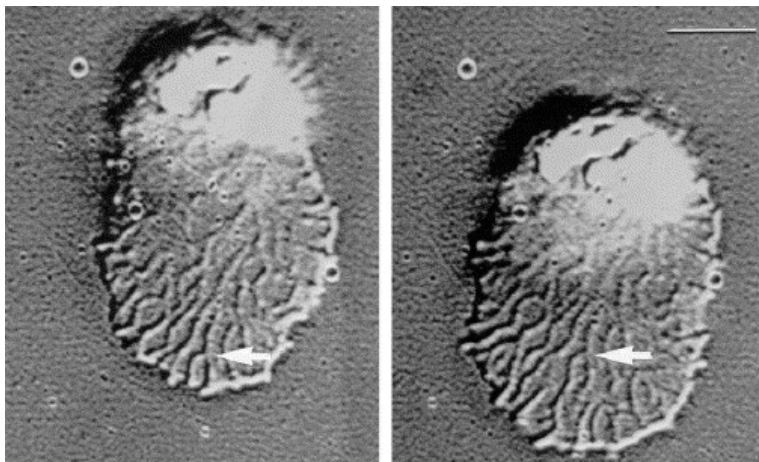
FIGURE 18.1. Typical nematode *Rhabditis*. A. Female. B. Male. (After Hirschmann, in Sasser and Jenkins.)

POHLAVNÍ SOUSTAVA ♂

- **samčí pohlavní soustava**

- stočená trubice diferencovaná v:
 - nepárové varle (testis)
 - chámovod
 - semenný váček
 - chámomet
 - kloaka

spermie s panožkami (pseudopodie)



POHLAVNÍ SOUSTAVA ♂

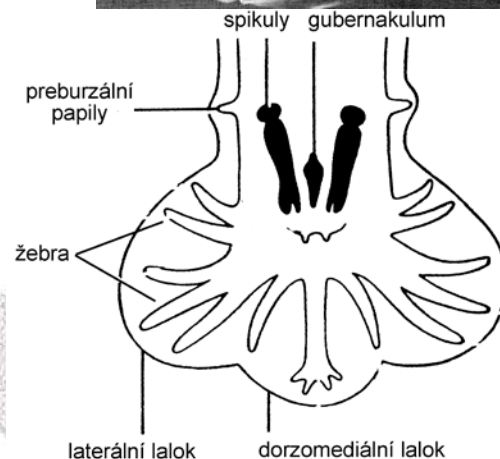
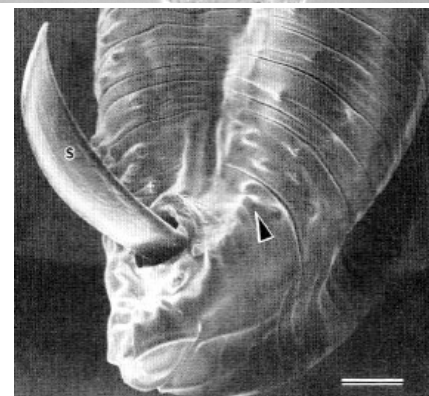
- **pomocné kopulační orgány:**

- **spikuly** (1 nebo 2, vzácně chybí) – sklerotizované jehlicovité útvary na dorzální straně kloaky ve spikulové pochvě.

- **kopulační burza** – měchovci, kutikulární řasa tvořená dvěma laterálními laloky a nepárovým dorzomediálním lalokem, které jsou vyztužené žebry (paprsky)



8

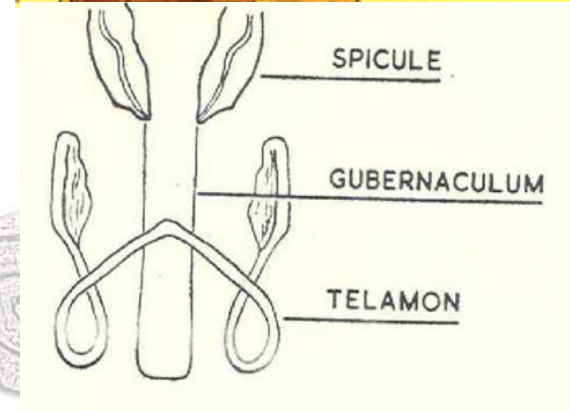
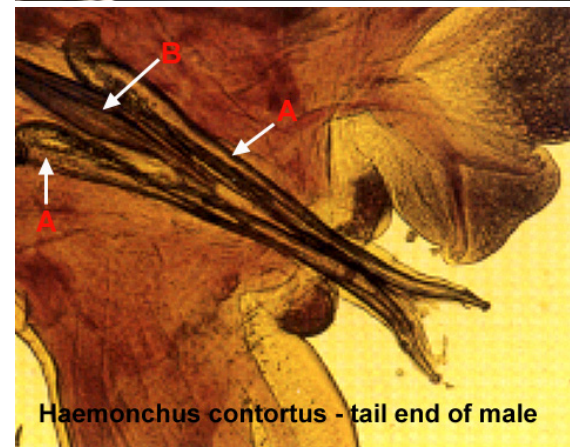


- kaudální křídla

- genitální pseudopřísavky

- **gubernakulum** (B) – sklerotizovaná část kloaky, usměrňování spikul (A) při jejich vysunování

- **telamon** – sklerotizovaná část kloaky, mechanická ochrana při pohybech spikul

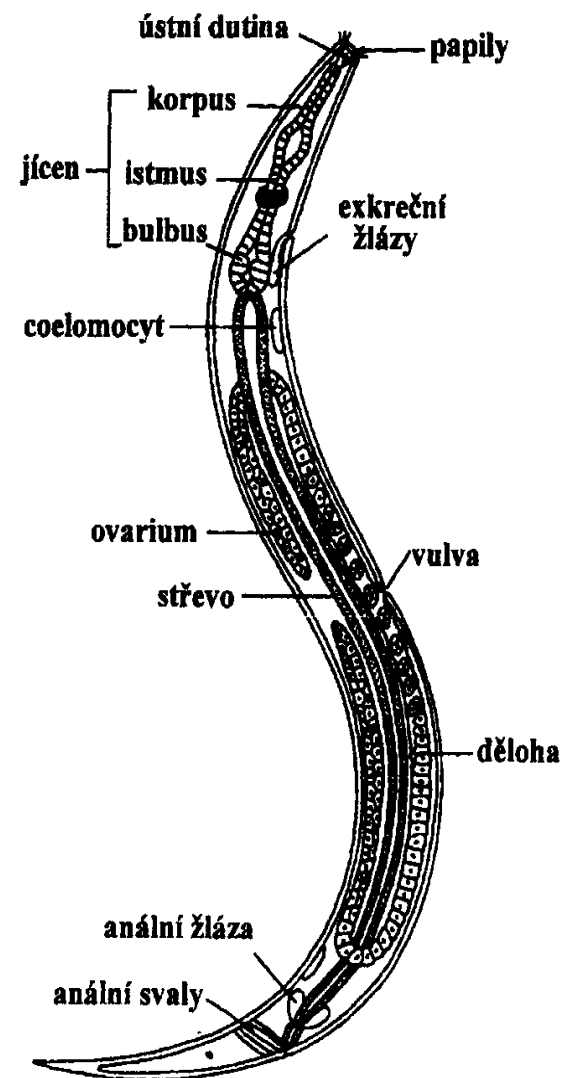
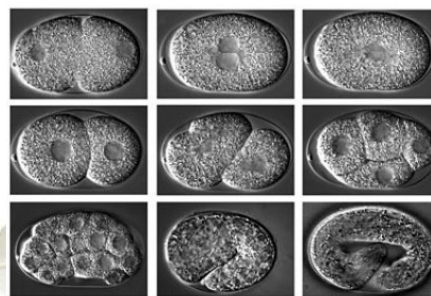


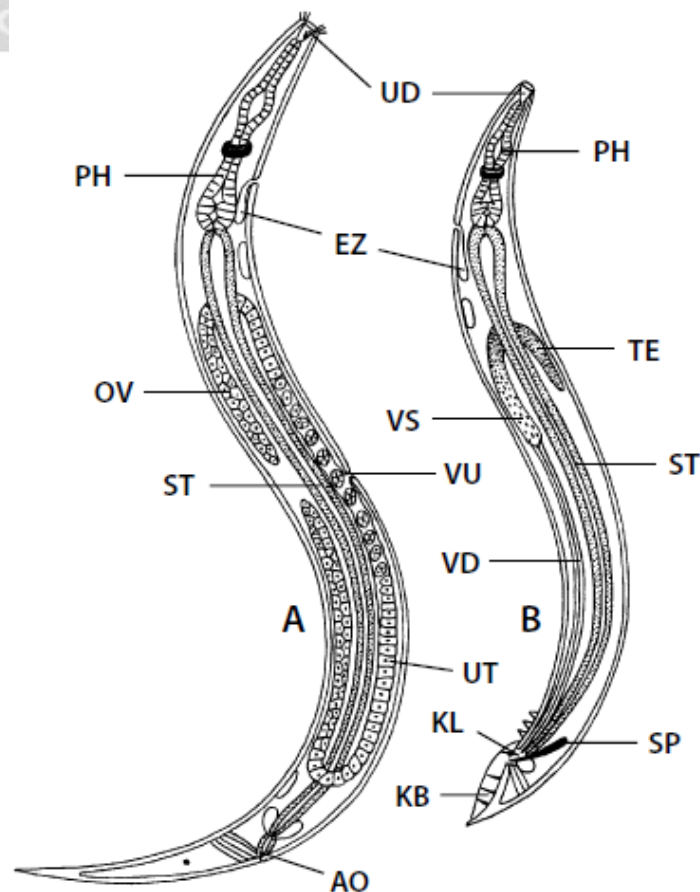
POHLAVNÍ SOUSTAVA ♀

- **samičí pohlavní soustava** - jednoduchá nebo párová trubice
 - vaječníky (většinou 2, vzácně 1 nebo více)
 - děloha (1 nebo 2; přední část tvoří receptaculum seminis)
 - pochva (nepárová)
 - vulva

• vajíčka

- komplikované a heterogenní rýhování
- entolecitální vajíčka
- obvykle 4 vrstvy
 - lipidová vrstva (askarosidy)
 - chitinová vrstva
 - lipoproteinové vrstvy





Obr. 3-53 Nematoda. Základní anatomie hlístic. A – samice, B – samec. AO – anální otvor, UT – uterus, VU – vulva, EZ – exkretně-sekreční žlázy, UD – ústní dutina, PH – farynx, OV – ovarium, ST – střevo, KB – kopulační burza, SP – spikula, TE – testis, VS – vesicula seminalis, VD – vas deferens, KL – kloaka (dle Roberts a Janovy, 2005, upraveno).



ONTOGENEZE

- **vajíčko + 4 larvální formy a 5. dospělec**

- vajíčko – rýhování vaječného obsahu

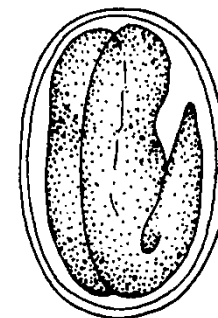
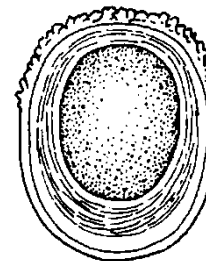
- 3 vrstvy vaječných obalů: proteinová, chitinoidní a lipoidní (vnitřní)

- operkulum nebo pólové zátky (někdy místo třetí vrstvy)



podle stupně vývoje vajíčka při odchodu z těla hostitele => typ rozmnožování

oviparní – vajíčka jsou uvolňována nerozrýhovaná



ovoviviparní – vajíčka obsahují již zformovanou larvu



viviparní – samice vylučuje živé larvy



ONTOGENEZE

- **během ontogeneze hlístic nedochází k metamorfóze**
 - larvální kutikula neroste - svlékání
- **růstová stadia - L1 – L5**
 - L1, L2 – trávicí trubice, rhabditoidní jícen
 - L3 (infekční pro hostitele) – filaroidní jícen, základy gonád
 - L4, L5 (postinfekční) – vývoj probíhá v hostiteli, 2x svlékání → adult
- **nákaza DH**
 - perorálně pozřením vajíčka nebo larev
 - invazní larvy aktivně pronikají povrchem těla (perkutánně)



ONTOGENEZE – ŽIVOTNÍ CYKLY

- **velká variabilita**

- cykly přímé (*Trichinella spiralis*, *Ascaris lumbricoides*, *Ancylostoma duodenale*)
- nepřímé (*Wuchereria bancrofti*, *Dracunculus medinensis*)
- střídání sexuální generace s generací partenogenetických samic (*Strongyloides stercoralis*)

běžná účast paratenických, paradefinitivních, postcyklických a dalších typů fakultativních hostitelů

